Ueber

Ctenodrilus pardalis Clap.

Ein Beitrag

zur

Kenntniss der Anatomie und Knospung der Anneliden

von

Dr. J. Kennel.

Mit 1 Tafel.

Separatabdruck aus: Arbeiten aus dem zoolog -zootom. Institut in Würzburg, Bd. V.

Würzburg.

Verlag der J. Staudinger'schen Buchhandlung.

1882.

Druck der Thein'schen Druckerei (Stürtz) in Würzburg.

Seinem hochverehrten Lehrer

Herrn Professor

DR. CARL SEMPER

zu dessen 25jährigem Doctorjubiläum

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet

vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549806_0189

Einleitung.

Im Jahre 1863 beschrieb *Ed. Claparède*[1]) einen kleinen Anneliden, von dem er ein einziges, nicht geschlechtsreifes Exemplar zwei Jahre früher bei St. Vaast la Hougue im Marchedépartement gefunden hatte, unter dem Namen Ctenodrilus pardalis nov. gen. et sp. Die Diagnose des neuen Genus ist kurz und lautet wörtlich: »Borsten kammförmig, einzeilig. Eine Wimpergrube jederseits am Kopflappen« — und rechtfertigt sehr wohl die Stellung, welche dem Thierchen in der Folge im System angewiesen wurde, in der Familie der Naiden nämlich, in der Nähe von Chaetogaster, dessen Borstenbündel ebenfalls jederseits eine Reihe bilden.

Ray Lankester[2]) machte einige Jahre später, 1867, darauf aufmerksam, dass *Oscar Schmidt* in den Sitzungsberichten der Academie in Wien[3]) bereits 1857 das nämliche Thierchen oder doch ein zu demselben Genus gehöriges unter dem Namen Parthenope serrata beschrieben habe, und

---

[1]) Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt von Dr. *A. René Edouard Claparède.* Mit 18 Kupfertafeln. Leipzig 1863.

[2]) *E. Ray Lankester* Esqu. A Contribution to the Knowledge of the Lower Annelids.

[3]) *Oscar Schmidt*, Zur Kenntniss der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeers, zweiter Beitrag (mit 5 Tafeln) in: Sitzungsberichte der kais. Acad. der Wissenschaften. XXIII. Band. 1857.

knüpft daran Bemerkungen über die verwandtschaftliche Stellung dieses Anneliden zu Chaetogaster und Aeolosoma.

Vergleicht man die beiden kurzen Notizen von *Claparède* und *Schmidt* nebst den dazu gehörigen Abbildungen, so wird einem mit Ausnahme der Borsten keine grosse Aehnlichkeit zwischen den beiden Thierchen auffallen. *Schmidt* sagt ausdrücklich, dass bei Parthenope die Borsten jederseits in zwei Reihen angeordnet sind; er spricht von einem tonnenförmigen, vorstülpbaren Pharynx, sein Thier ist scharf gegliedert und noch dazu durch Knospung in eine Anzahl von Individuen aufgelöst, deren Zusammenhang nur noch locker zu sein scheint, ferner ist nichts zu lesen von den schönen dunkeln Flecken, welche dem Thiere *Claparède's* den Namen pardalis eingetragen haben.

Auch die Form der Borsten wird von beiden Beobachtern etwas verschieden angegeben, obwohl beide von kammförmigen Borsten sprechen. Im Allgemeinen macht die Abbildung von *Claparède* den wahreren Eindruck, während seine Beschreibung in Rücksicht des Umstandes, dass er wohl ein sehr junges Individuum vor sich hatte, das ihm wahrscheinlich auch nicht lange ausdauerte, etwas lückenhaft ausfallen musste.

In den Monaten Juli und August 1879 hatte ich in Neapel Gelegenheit, in den Arbeitsaquarien und Wasserreservoirs der zool. Station zu Tausenden einen kleinen Anneliden zu finden, der trotz mancher Abweichungen von *Claparède's* Schilderung dennoch zweifellos dessen Ctenodrilus pardalis war; freilich war er auch hier nur in ungeschlechtlichem Zustande vorhanden, aber in allen Grössen und den verschiedensten Stadien der Theilung resp. Knospung, so dass ich in den Stand gesetzt war, an zahlreichem Material einmal die Beschreibung und Anatomie des Thierchens richtig zu stellen, andererseits die verhältnissmässig (im Vergleich zu Nais und Chaetogaster einfachen, dafür aber nicht weniger interessanten) Knospungserscheinungen zu studiren.

Wo der Ctenodrilus im Freien lebt, ist mir unbekannt geblieben, da ich bei der grossen Menge, die mir in den Aquarien zur Verfügung stand, nicht nöthig hatte, ihn anderwärts zu suchen; hier aber lebte er in dem dichten Pelz von Diatomeen, der als bräunlich grüner Belag die senkrechten dem Lichte ausgesetzten Glaswände der Wasserbehälter überzog. In diesen Ueberzug waren die Thierchen so eingegraben, dass sie unmittelbar dem Glase anlagen und von aussen deutlich gesehen werden konnten; mit lebhaften Bewegungen krochen sie durch den Diatomeenschlamm, in dem sie sich Gänge bohrten, zerstreuten sich beim Steigen des Wassers nach allen Richtungen hin und zogen sich beim Sinken des Wasserspiegels wieder

zurück, wobei sich an der Oberfläche so viele ansammelten, dass man mit einer Glasröhre Tausende auf einmal wegschöpfen konnte.

Beschreibung.

Die grössten Thiere messen im ausgestreckten Zustand ungefähr $8^1/_2$ bis 9 mm, bieten jedoch wegen der bei dieser Grösse schon weit vorgeschrittenen Knospungserscheinungen nicht mehr das Bild, welches für ein ausgewachsenes ungeschlechtliches, normales Einzelthier charakteristisch ist, wesshalb ich folgender Beschreibung ein etwas kleineres, nur die ersten Spuren der Knospung zeigendes Individuum, das übrigens die volle Segmentzahl besitzt, zu Grunde lege. Ein solches hat eine Länge von 6—7 mm und besteht aus 12—14 Segmenten;[1]) die Segmentzahl ist selbst bei Thieren, die unmittelbar vor dem Zerfall in Tochterthiere stehen, schwankend, wie dies ja auch bei allen Naïden und wohl den meisten Anneliden der Fall sein dürfte, in Folge des steten Wachsthums am Hinterende. Die Färbung ist durchscheinend weisslich, fast glashell, so dass man die inneren Organe ziemlich deutlich erkennen kann; dabei ist das Thier über und über besät mit kleinen rundlichen, schön dunkelgrünen bis schwarzgrünen Flecken, die besonders zahlreich an der Kopfspitze und an den Grenzen von je zwei äusserlich sichtbaren Gliedern angehäuft sind. Im zweiten und dritten Viertel der Länge scheint der Darm in rothbbrauner oder dunkelbrauner Farbe so stark durch, dass das Thierchen mit blossem Auge betrachtet zum grössten Theil in dieser Färbung erscheint.

Der vordere, von den grünen Flecken abgesehen, ungefärbte Körpertheil umfasst drei Segmente; das erste, Gehirn, Mund und Schlundkopf enthaltend, ist nach vorn in einen breiten, ziemlich flachen und abgerundeten Kopflappen verlängert, der auf seiner Unterseite mit einem dichten Wimperkleide besetzt ist, welches sich auf die Unterseite des ganzen ersten und einen Theil des zweiten Segmentes ausbreitet. An dem Kopflappen bemerkt man jederseits eine kleine flache Wimpergrube, jedoch niemals von der Grösse, wie sie *Claparède* zeichnet. Das zweite und dritte Segment

---

[1]) Hiebei ist die Zahl der Segmente, wie solche durch die Dissepimente bedingt ist, gemeint, nicht die durch Einschnürungen der Körperoberfläche hervorgerufene äussere Gliederung, welche im vorderen Körpertheil gar nicht, im mittleren und hinteren Drittel nicht genau mit jenen zusammenfällt.

enthalten den Schlund, der einige kleine Biegungen macht und noch im dritten Segment in den viel weiteren, braun gefärbten Darm übergeht; letzterer setzt sich mit geringen segmentalen Einschnürungen und schwachen Schlängelungen durch 4 bis 5 Segmente fort, um gewöhnlich im 8. Segment in den farblosen, meist engeren Enddarm überzugehen, der dann im letzten Segment etwas dorsal mit dem After ausmündet; zu bemerken wäre noch, dass beim Uebergang des Darmes in den Enddarm eine ziemlich starke Knickung des ersteren sich findet (cf. Fig. 1), die recht gut eine Art Verschluss oder Klappenvorrichtung ersetzen könnte.

Was man sonst noch am lebenden Thiere sehen kann, sind zwei dunklere feinkörnige Säckchen, oder langgestreckte geknickte Bläschen, die, jederseits eines, hinter dem Schlundkopf im ersten Segment sich befinden und etwas weiter nach vorne in je einer sehr feinen, schwer bemerkbaren Oeffnung nach Aussen münden.

Die Blutgefässe sind schwer zu sehen; wenn *Claparède* sagt, das Blut sei hellgelb, so meint er wahrscheinlich damit ein Organ, das im dorsalen Blutgefäss liegt und mit dessen Contractionen wellenförmige Bewegungen macht, wodurch die Täuschung leicht ermöglicht wird. Ein dorsales Blutgefäss existirt überhaupt nur im vorderen Theile des Thieres; da wo Schlund und Magendarm sich vereinigen, beginnt das dorsale Gefäss mit einer weiten Oeffnung, setzt sich nach vorn hin fort, gibt im 2. Segment jederseits einen Ast ab, der nach unten strebt und sich mit dem Bauchgefäss vereinigt (Fig. 7. sg), theilt sich dann weiter vorne in zwei feine Aeste, die den Schlund umfassend ebenfalls schräg nach unten und hinten steigen und durch ihre Vereinigung das ventrale Blutgefäss bilden, das durch die ganze Länge des Thieres hinziehend, sich am Hinterende frei in die Leibeshöhle öffnet. Das Blut enthält keine geformten Bestandtheile in den Gefässen selbst; es diffundirt wohl durch die Dissepimente, wird durch die peristaltische Bewegung des dorsalen Gefässes aufgesogen, nach vorn getrieben, durch die Verzweigungen in das Ventralgefäss geleitet, das nicht contractil ist, und strömt an dessen hinterem Ende wieder in die Leibeshöhle. In letzterer sind zahlreiche helle runde Zellen, die aber immer nur zwischen je zwei Dissepimenten flottiren, suspendirt. Im dorsalen Blutgefäss nun findet sich ein gelblich gefärbter solider Zellstrang, der, am Anfangstheil des Magendarmes festgewachsen, frei in das Gefäss hineinhängt und sich allmählig zuspitzend, bis in den Kopflappen reicht, beinahe bis zur Auflösungsstelle des Rückengefässes in zwei Aeste. Zu sehen ist dieser Zellstrang in Fig. 1, auf dem Querschnitt in den Figg. 5

6 und 7, stark vergrössert in Fig. 10. Ich werde später Gelegenheit haben, nochmals auf dieses Gebilde zu sprechen zu kommen.

Alle Segmente von Ctenodrilus, das erste [1]) nicht ausgenommen, tragen jederseits zwei Reihen von Borstenbündeln, deren Borsten nur wenig über die Körperoberfläche vorragen und in den einander entsprechenden Bündeln in der Zahl durchaus nicht congruiren; so kann z. B. bei einem Thiere die rechte Seite des 4. Segments oben 3, unten 2 Borsten tragen, während sich auf der linken Seite oben 1, unten 3 derselben finden. Da anzunehmen ist, dass während des Lebens die Borsten theilweise abgenutzt werden und ausfallen, dann durch neue ersetzt werden, so kann ein solches Verhalten nicht wundern; es zeigt aber, wie wenig gerechtfertigt es erscheint, bei diagnostischen Merkmalen die Zahl der Borsten in den Bündeln der verschiedenen Reihen aufzuführen.

Bei irgend einem beliebigen Thier, das ich zufällig auf diesen Punkt prüfte, waren die Borsten in folgender Weise vertheilt:

	rechte Seite obere — untere Reihe	linke Seite obere — untere Reihe	
I. Segment	1 — 1	1 — 1	Borsten
II. »	1 — 1	1 — 2	»
III. »	2 — 3	2 — 2	»
IV. »	3 — 2	3 — 1	»
V. »	3 — 1	2 — 1	»
VI. »	2 — 2	2 — 3	»
VII. »	1 — 1	2 — 2	»
VIII. »	1 — 2	1 — 1	»
IX. »	1 — 1	1 — 1	»

Die letzten zwei Segmente sind in der Regel noch so jung und wenig differenzirt, dass sie in den wenigsten Fällen Borsten tragen. Auch im ersten Segment trifft man mitunter nur in einer der beiden Reihen eine Borste, in vielen Fällen gar keine.

Die Borsten haben genau die von *Claparède* geschilderte und abgebildete Gestalt; sie sind ein wenig geschweift und tragen eine feine Zähnelung am etwas verbreiterten Ende. Uebrigens sind sie in ihrer Form durchaus nicht so abweichend von denen anderer Naïden, als das *Claparède*

[1]) Hinsichtlich der ersten Segmente des Thieres muss ich auf eine weiter unten gegebene Darlegung hinweisen; hier ist unter I. Segment immer dasjenige verstanden, das Kopflappen mit Gehirn, Mund und die Segmentalorgane in sich schliesst.

hervorheben zu müssen glaubt, statt der zwei Häkchen, wie sie z. B. Naïs barbata u. a. A. aufweisen, finden sich hier vier bis fünf solcher in einer Reihe.

Verwandtschaftsbeziehungen.

Nach dieser Beschreibung des lebenden Thieres wirft sich die Frage auf nach den Beziehungen dieses Ctenodrilus aus Neapel zu dem Ct. pardalis Clap. und der Parthenope serrata Schm. Ich glaube, über die Identität der beiden ersteren kann kein Zweifel sein, besonders wenn man, wie ich oft genug Gelegenheit hatte, ganz junge Thiere mit *Claparède*'s Schilderung vergleicht; bis auf Kleinigkeiten, die oft bei der Zeichnung ihren Ursprung in der individuellen Anschauung oder dem Streben, etwas recht deutlich zu machen, finden, stimmt Alles ganz genau; dass *Claparède* nur eine einzige Borstenreihe jederseits angibt, ist die bedeutendste Abweichung. Berücksichtigt man jedoch die oben angeführte Unregelmässigkeit in der Zahl der Borsten und nimmt dazu die Jugend des von *Claparède* untersuchten Individuums, so lässt sich die Angabe, selbst wenn man ein Uebersehen ausschliessen wollte, recht wohl erklären.

Anders ist das Verhältniss, wie es scheint, zur Parthenope serrata; wenn man auch auf den ersten Blick bemerken muss, dass gerade *O. Schmidt*'s Abbildung dieses Thierchens von allen in der citirten Abhandlung gegebenen am wenigsten den Eindruck einer correcten Wiedergabe nach der Natur macht, so ist doch andererseits wohl zu berücksichtigen, dass auch die Details der Zeichnung bedeutend von den Verhältnissen bei Ctenodrilus abweichen. *Schmidt* hat zur Grundlage seiner Schilderung ein Individuum gewählt, bei dem die Knospungserscheinungen bereits so weit vorgeschritten sind, dass es fast unmittelbar vor der Theilung steht; vergleichen wir ein ähnliches Stadium von Ctenodrilus damit, z. B. Fig. 14, so macht ein solches fast denselben Eindruck. Allein abgesehen von dem tonnenförmigen (?) ausstreckbaren Schlundkopf des ersteren zeigt die Parthenope jedes Tochterthier aus einer grösseren Anzahl von Segmenten bestehend, die ihren Ausdruck in den mehrfachen Borstenringen jedes Zooids finden. Bei Ctenodrilus besteht nun, wie wir später sehen werden, das einzelne Tochterthier zwar nicht eigentlich aus einem einzigen Segment des alten Individuums, wohl aber hat es nur einen Ring von Borstenbüscheln und vor seiner Ablösung niemals mehr, und bei jüngeren Individuen, wie

Fig. 1, bemerkt man deutlich, wie jedes Segment für sich Anstalten macht, sich in ein Zooid umzubilden. — Ferner sind die Borsten von Parthenope anders gestaltet als die von Ctenodrilus, indem die Häkchen an der Spitze wie Widerhaken nach hinten gerichtet sind. Auch von den charakteristischen Flecken der Epidermis erwähnt *Schmidt* nichts, so dass man wohl annehmen muss, sie seien nicht vorhanden. Mit Rücksicht auf die beiden zuletzt erwähnten Unterschiede würde eine Trennung in zwei verschiedene Species jedenfalls angezeigt sein; die grosse Verschiedenheit aber, die sich bei der Knospung kund gibt, nöthigt uns, die beiden Gattungen: Parthenope und Ctenodrilus nebeneinander zu Recht bestehen zu lassen.

Soweit die Anatomie von Ctenodrilus zu kennen nöthig ist, um das Thier zu bestimmen und seine Identität oder Verschiedenheit mit anderen kleinen Anneliden festzustellen, konnte sie bei Untersuchung des lebenden Thieres erkannt werden. Sehr viele interessante und für die allgemeinen Beziehungen des Thieres wichtige Verhältnisse lassen sich aber erst bei genauer microscopischer Untersuchung conservirter Exemplare erkennen, einer Untersuchung, deren Resultate nicht ohne eine allgemeine Schilderung der Histologie des Thierchens dargelegt werden können.

Histologie und feinere Anatomie.

Die Epidermis besteht aus einem einfachen Cylinderepithel, dessen Zellen je nach der Körperregion bald höher als breit, bald aber auch viel breiter als hoch sein können; letzteres ist der Fall auf dem Rücken und den Seiten des Thieres. Nach der Ventralfläche zu werden dagegen die Zellen immer höher und schmäler, drängen sich übereinander, so dass dort das Epithel das Aussehen eines mehrschichtigen gewinnt. Es hängt dies offenbar damit zusammen, dass das Centralnervensystem in seiner ganzen Länge von vorn bis hinten in der Epidermis liegt, wie das ja bei verschiedenen anderen Anneliden aus allerlei Gruppen schon bekannt ist.[1])

[1]) *Semper:* Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. III, führt folgende Anneliden an, bei denen das Centralnervensystem entweder ganz oder theilweise in der Epidermis liegt: Terebella sp. von Helgoland, Terebella zostericola, Hyalinoecia tubicola, Maldane sp. Bei Terebella conchilega geht wie bei den Naïden das Nervensystem erst am Hinterende in die Epidermis über. — Nach *Hatschek*, Studien über Entwicklungsgeschichte

Wie schon oben angegeben, tragen die Epidermiszellen, welche die Unterseite des Kopflappens und die Bauchfläche der beiden ersten Segmente bedecken, einen äusserst feinen und dichten Cilienbesatz, ganz ähnlich wie bei Aeolosoma. Das Auffallendste in den Epidermiszellen sind die in vielen derselben vorkommenden dunkelgrünen Tropfen, welche dem Thierchen das schöne gefleckte Aussehen verleihen; der grüne Farbstoff, der nach Alcoholbehandlung verblasst, beim Tödten des Thieres in Chromsäure mit einigen Tropfen Essigsäure bräunlich wird, scheint an Oel- oder Fetttropfen gebunden zu sein, die in einzelnen Zellen fast deren ganzes Lumen erfüllen und den Kern ganz auf die Seite gedrängt haben. Wird durch die Behandlung mit Alcohol und Terpentin das Fett ausgezogen, so bleibt doch bei langsamem Einwirken der Farbstoff als unregelmässiger Fleck in der Zelle erhalten; manchmal, wahrscheinlich bei rascher Einwirkung der Reagentien, fliessen auch mehrere Fetttropfen benachbarter Zellen zusammen, und dann bildet der Farbstoff am conservirten Thiere allerlei Schnörkel auf der Oberfläche der Epidermis.

Das Nervensystem, das, wie erwähnt, ganz und gar in der Epidermis liegend, seinen Charakter als Ektodermgebilde vollkommen bewahrt hat, zeigt dem entsprechend auch einen äusserst einfachen Bau; von Ganglienknoten ist ebensowenig die Rede, als von einer Zusammensetzung der Längsstränge aus mehreren Theilen; noch weniger zeigen sich in der Anordnung der Ganglienzellen Gruppirungen, wie sie bei ächten Naïden und den meisten übrigen Anneliden gefunden werden, in centrale und seitliche Ganglien; ja man kann nicht einmal recht von Nervenfasern sprechen. Soweit wir das Nervensystem der Anneliden kennen, ist nur das von Polygordius und Saccocirrus in Lage und Bau mit dem von Ctenodrilus ziemlich übereinstimmend.

Das dorsale Schlundganglion liegt ziemlich weit vorn im Mundlappen in der Epidermis (Fig. 4, g) und besteht aus einer querliegenden Brücke feiner Punktsubstanz, in der keinerlei Faserzüge zu bemerken sind, und umgebenden Ganglienzellen, die in zwei seitlichen Gruppen angehäuft sind, sich jedoch gegen die Epithelzellen in keiner Weise scharf abgrenzen. Das Epithel ist an jener Stelle höher als irgendwo sonst, vielleicht auch mehrschichtig, die Zellen dabei so dicht gedrängt, dass man kaum mehr als die Kerne unterscheiden kann; während nun die höher liegenden derselben zu zweifellosen Epithelzellen gehören, müssen wohl die tieferen, dichter gedrängten

---

der Anneliden; Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien 1878 — liegt auch bei Polygordius das Centralnervensystem in seiner ganzen Ausdehnung dem Ektoderm unmittelbar an; ebenso bei Saccocirrus nach *Marion* und *Bobretzky*.

als Ganglienbelag des Gehirns aufgefasst werden; gegen Reagentien verhalten sie sich völlig so, wie die Kerne der Epidermiszellen auch, was um so auffallender erscheint, als die Ganglienzellen des Bauchstrangs sich, freilich nur eine Spur, stärker durch Picrocarmin färben. Jederseits setzt sich die Punktsubstanz des Ganglions in eine feine in der Epidermis verlaufende Commissur fort, welche, schräg nach unten und hinten ziehend, sich auf der Bauchfläche hinter dem Schlundkopf zu dem Bauchmark vereinigen. Diese Commissuren scheinen keinen Ganglienzellenbelag zu besitzen; sie sind jedoch so fein, dass man bei dem geringen Unterschied in der Färbung durch Reagentien kein sicheres Urtheil gewinnen kann. (Vgl. Figg. 5 u. 6. n. n.)

In ähnlicher Struktur wie das dorsale Ganglion durchzieht das Bauchmark die ganze Länge des Thieres; ein ziemlich starker Strang von Punktsubstanz, unmittelbar aussen der Basalmembran des Epithels anliegend, von oben nach unten etwas platt gedrückt und unten eine seichte Einbuchtung zeigend (Fig. 13, n) ist ventral und an den Seiten umgeben von Zellen, deren Kerne rund und granulirt sind, nach allen Seiten hin aber sich in die Epidermiszellen ohne Grenze verlieren. Ja nach unten zu sieht es aus (cf. Fig. 13. g), als ob die Ganglienzellen selbst die äusserste Bedeckung des Thieres bildeten; nimmt man nun aber an, dass die zu äusserst liegenden Kerne zu wirklichen Epithelzellen gehören, so gestehe ich, dass ich dann keine Grenze und keinen Unterschied zwischen diesen und den der Punktsubstanz direkt anliegenden constatiren kann. In dieser Gestalt findet man das Bauchmark auf allen Schnitten von vorn bis hinten; nur da, wo sich durch anfangs seichte, später tiefergehende Einschnürungen die Knospung einleitet, fehlen selbstverständlich die Ganglienzellen, während die centrale Punktsubstanz noch lange Zeit durchgeht.

Nirgends war es mir möglich, periphere Nerven austreten zu sehen, weder in der Epidermis verlaufende, noch auch zu inneren Organen tretende; doch ist dadurch deren Mangel nicht erwiesen, obwohl andererseits ihre Existenz keine Nothwendigkeit zu sein scheint; denn wie es höchst wahrscheinlich bei vielen niederen Thieren der Fall sein wird, so mögen auch hier die einzelnen die Gewebe constituirenden Elemente noch ziemlich viele einer einfachen lebenden Zelle zukommende Eigenschaften, darunter auch die der Empfindlichkeit gegen Reize und deren Leitung sich erhalten haben. Es dürfte wohl ein vergebliches Bemühen sein, bei allen aus Geweben zusammengesetzten Thieren, die wir auf die leiseste Berührung irgend eines kleinen Körpertheilchens hin ganz und gar reagiren sehen, überall rein nervöse Elemente zu suchen; hat man doch bei sehr vielen hierher ge-

hörigen Thieren überhaupt noch keine Spur eines Centralorgans des Nervensystems gefunden.

Die einzigen Sinnesorgane des Ctenodrilus sind zwei kleine Wimpergrübchen, die an den Seiten des Kopflappens dem dorsalen Ganglion aufsitzen; die Einsenkung ist sehr flach, und an ihrer Bildung sind nur ganz wenige Zellen betheiligt, die durch einen etwas stärker lichtbrechenden Cuticularsaum ausgezeichnet sind, der die äusserst feinen und kurzen Cilien trägt.

Die Muskulatur des Ctenodrilus ist die denkbar einfachste, die bei einem Ringelwurm vorkommen kann, abgesehen natürlich von der bei Schlund und Borsten zu berücksichtigenden. Unmittelbar innerhalb der feinen Basalmembran der Epidermis findet sich eine einfache Lage längsverlaufender Muskelfasern, die, ohne in verschiedene Felder abgetheilt zu sein, in regelmässigem Abstand im ganzen Umfange des Thierchens angebracht sind (vgl. Fig. 7). Die wenigen Borsten jedes einzelnen Bündels werden durch einige an ihren inneren Enden befestigte schräg nach vorn — oben und hinten — unten verlaufende, wahrscheinlich abgebogene Fasern der allgemeinen Muskulatur bewegt.

Die Mesodermgewebe zwischen Muskulatur und Darm sind von sehr geringer Ausbildung. Die Muskulatur scheint innen überzogen von einer feinen als Peritoneum fungirenden Membran mit eingelagerten länglichen Kernen, von der aus eine zarte Lamelle, welcher längliche, spindelförmige Kerne an- und eingelagert sind, sich als Mesenterium erhebt, die ganze Leibeshöhle in eine rechte und linke Hälfte trennend; ventral vom Darm spaltet sich dieselbe, um das Bauchgefäss zu bilden (Fig. 13 bl.), umzieht dann dicht anschliessend den Darm, und heftet denselben, indem sie im vorderen Körpertheil auch das dorsale Gefäss und als Ausstülpungen die wenigen Verbindungsäste herstellt, an die dorsale Peritonealmembran an (cf. Fig. 7). In ganz derselben Weise sind die Dissepimente gebildet, die als feine, nur vom Darm und dem Bauchgefäss durchbrochene Membranen die Leibeshöhle in hintereinander liegende Kammern abtheilen. In letzteren flottiren frei eine ziemlich grosse Anzahl heller Zellen, ganz rund mit excentrisch gelegenem Kern, die bei jeder Bewegung des Thieres zwischen je zwei Dissepimenten lebhaft hin und her schwimmen; nie aber sah ich eine davon durch ein Dissepiment in ein anderes Körpersegment übertreten, was für die Undurchgängigkeit ersterer für geformte Elemente spricht.

Fast in der ganzen Ausdehnung der Leibeshöhle liegt dem Peritoneum eine dünne Schicht kleiner Zellen mit rundlichem granulirtem Kerne an, in dickerer Lage an der Bauchseite und etwas mehr angehäuft an der

Grenze je zweier Segmente, da wo sich Knospungserscheinungen zeigen (Fig. 13 und 11, M). Diese als undifferenzirtes Mesodermgewebe zu betrachtenden Zellen haben offenbar bei der Knospung eine grosse Bedeutung, sowohl zum directen Aufbau von Organen, als vielleicht auch als Ansammlungsort für Nährstoffe; denn die Anhäufung an den Dissepimenten findet, jedenfalls nur durch starke Vermehrung bedingt, immer erst dann statt, wenn die ersten Spuren von Knospung auftreten, mit deren weiterer Ausbildung sie an Masse bis zu einem gewissen Grade zunehmen; aus ihnen bilden sich höchst wahrscheinlich Theile des Schlundkopfes, Peritoneum, Mesenterium, Gefässe und Dissepimente. Auch die spärlichen Gewebe der Kopfhöhle verdanken ihre Entstehung wohl diesem Mesodermgewebe (vgl. Fig. 4 und Fig. 19 von einer Knospe); hier liegen dem Boden der Höhle des Kopflappens kleine Zellgruppen an, von denen zarte Fäserchen mit schmalen Kernen ausstrahlen, um sich an die dorsale Wand zu begeben, wo sie sich mit ähnlichen Zellen verbinden. Sie gleichen ziemlich den Muskel- oder Bindegewebsfasern, die im Kopflappen von Naïden vorkommen und hier auch den Schlund an der Leibeswand befestigen.

Am Verdauungskanal des Ctenodrilus lassen sich, wie schon erwähnt, deutlich drei Theile von einander abgrenzen: der Schlund mit dem Schlundkopf, der Magendarm und der Enddarm. Die beiden letzteren sind gebildet aus einem einfachen grosszelligen Epithel, dessen Elemente, cylindrisch oder cubisch direkt der Membran aufsitzen, die durch Spaltung des Mesenteriums zur Darmfaserhaut wird. Alle Zellen des ganzen Darmes wimpern, ihre Kerne sind gross und rund und liegen meistens in der Mitte der Zellen; diese sind an der Ventralseite des Darmes in der Regel sehr viel höher als an den übrigen Stellen, so dass dadurch die Darmwand gegen die Bauchseite zu drei bis viermal dicker ist, als am Rücken. Während von den Zellen des Enddarms nichts weiter hervorzuheben ist, fallen die des Magendarms auf durch ihre rothbraune bis dunkelbraune Färbung, die an der freien Fläche der Zellen gegen das Darmlumen zu am stärksten ist und nach aussen hin allmählig sich verliert; sie ist bedingt durch äusserst feine braune Partikelchen, welche in das Protoplasma der Zellen eingebettet sind. Einen äusseren mesodermalen Zellenbelag des Darmes, dem man häufig nur in Folge seiner bräunlichen Färbung die Funktion einer Leber zuzusprechen geneigt ist, wie er sich bei manchen Naïden und vielen andern Anneliden findet, vermisst man hier vollkommen. Während diese braunen Zellen des Darmes sich gegen die farblosen des Schlundes scharf absetzen, ist eine derartige Grenze nach dem Enddarm

zu nicht zu constatiren, hier verlieren die Zellen allmählich ihre braunen Körnchen und gehen in die hellen über, und je nach der Grösse des Thieres erstrecken sie sich mehr oder weniger weit in den Enddarm hinein, resp. entwickeln sie sich aus letzteren.[1]) Denn, wie ich später zeigen werde, entsteht bei der Knospung und nachfolgendem Wachsthum neues Darmepithel und zwar braungefärbtes, ächtes Entoderm durch Einstülpung vom Ektoderm her, ein Vorgang, der ja völlig einem embryonalen gleichkommt.

Vorn ist der Magendarm stumpf abgerundet und der viel engere Schlund mündet mit feinem Lumen in ihn ein; die farblosen Elemente desselben sind feinkörnig, und ebenfalls auf der Ventralseite etwas höher als an den übrigen Seiten; die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar, die Kerne rundlich, in der Mitte der Zellen liegend. Nach vorn zu, wo der Schlund beginnt sich abwärts zu biegen, um in die Mundhöhle sich zu öffnen, wird sein Lumen spaltförmig, indem er von beiden Seiten zusammengedrückt erscheint. Dort setzt sich auch ventralwärts der höchst complicirte Schlundkopf an, der etwas aus der Mundöffnung hervorgestülpt werden kann, und durch Ansaugen an die Unterlage zugleich als Locomotionsorgan zu wirken im Stande ist. *Claparède* bildet den Schlundkopf einfach als tonnenförmige muskulöse Anschwellung ab, an deren oberes Ende der Schlund sich ansetzt, und bei Betrachtung des lebenden Thieres kann sich leicht eine solche Anschauung bilden; *O. Schmidt* bildet den Schlund von Parthenope serrata ebenfalls tonnenförmig ab, und zum Munde herausgestreckt. Obwohl mir ein derartiges Verhalten bei der nahen Verwandtschaft beider Thiere unwahrscheinlich erscheint, will ich dennoch diese Angabe auf sich beruhen lassen; für Ctenodrilus jedoch auf Grund von Quer- und Längsschnitten folgende Schilderung versuchen. Fig. 4 stellt einen durch das Vorderende von Ctenodrilus geführten verticalen Längsschnitt dar, dessen nach oben gekehrte Fläche der Medianebene des Thieres entspricht. (Auf den Querschnitt Fig. 5 bezogen, würde die Figur dem zwischen die beiden parallelen Linien eingeschlossenen Stück entsprechen, während Figur 5 und 6 Querschnitte darstellen, die mit Hilfe der Pfeile I und II in Fig. 4 auf diese bezogen werden können. Alle Figuren sind mit der Camera gezeichnet, dabei selbstredend Fig. 4 von einem anderen Exemplar als 5 und 6; trotzdem stimmen die Verhältnisse vollkommen fast bis auf die genauesten Maasse.)

Der weite Mund führt in einen Raum, der durch mehrere vorspringende Längsfalten eingeengt ist; die dorsale Wand dieser Mundhöhle zeigt in

[1]) Darüber vergl. weiter unten.

ihrer ganzen Länge einen schmalen Spalt, der in den darüber liegenden und nach hinten ziehenden Schlund führt (sch, Fig. 4, 5, 6); wegen der Enge dieses Spaltes ist in Fig. 4, die der Deutlichkeit wegen z. Th. körperlich gezeichnet ist, die seitliche Wandung desselben zu sehen; durch den eigentlichen Schlund geht der Schnitt frei hindurch.

Die untere Partie des Schlundkopfes wird gebildet durch eine mächtige Unterlippe Fig. 4, U., innen von Epithel bedeckt, in ihrer Hauptmasse aus faserigem Bindegewebe mit kleinen spindelförmigen Kernen bestehend, und aussen, also auf der Ventral- und Hinterseite von starken, der Länge nach parallel verlaufenden Muskelfasern überzogen. Diese Unterlippe ist im verticalen Längsschnitt schief birnförmig, dabei von oben nach unten etwas abgeplattet, so dass sie im Querschnitt (Fig. 6, u.) nierenförmig erscheint; (der Querschnitt Fig. 6 entspricht dem Pfeil II in Fig. 4). Die Seitenränder der Unterlippe gehen nach Verlust ihres Bindegewebes und ihrer Muskelschicht über in die Seitenwand der Mundhöhle, die jederseits zwei weit in das Lumen vorspringende Falten, eine untere, u. F. Fig. 4 u. 5, und eine obere, o F, bildet. Die Zellen, welche das Epithel der Mundhöhle bilden, unterscheiden sich von denen des Schlundes nur durch ihre etwas bedeutendere Höhe. Am hinteren stumpfen Ende der Unterlippe finden sich an ihrer Ansatzstelle an die ventrale Schlundwand einige kleine Falten, die beim Vorstülpen ersterer eine Zerrung des Schlundes verhindern; zugleich setzt sich daselbst ein aus einer geringen Anzahl ziemlich starker Fasern bestehender Muskelbündel an, der rückwärts und nach unten strebend, indem er sich in zwei symmetrische Schenkel spaltet, sich in die allgemeine Hautmuskulatur verliert, und als Retractor des Schlundkopfes, resp. der Unterlippe dient, Fig. 4. R. Durch den der Unterlippe eigenen Muskelbelag (Fig. 4, m) kann dieselbe mit Beihilfe der zunächst liegenden ventralen Körpermusculatur aus der Mundöffnung vorgestülpt werden, eine Bewegung, die man beim lebenden Thiere sehr häufig beobachten kann; durch Anpressen der ausgestreckten Unterlippe, der auch die Seitentheile des Schlundkopfes folgen, an die Unterlage kann das Thier sich ebensowohl fortbewegen, als auch, ebenso wie die Schnecken mit ihrer Radula, organische Stoffe von der Unterlage ablecken, und durch Einziehen des Organes in den Schlund befördern.

Die Anordnung des Blutgefässsystems wurde bereits besprochen und hervorgehoben, dass dasselbe kein geschlossenes und ausserdem von einer Einfachheit ist, wie ein solches von keinem andern Anneliden bekannt ist; der histologische Bau ist ebenso primitiv; eine einfache, dünne Membran mit zerstreuten spindelförmigen Kernen (cf. Fig. 7, s g, d g, v g) bildet die Gefässwand,

und auch im Rückengefäss, das im dritten Körpersegment offen beginnt, sind trotz der Contractionen, welche dieser Theil ausführt, keinerlei andere Elemente nachzuweisen. Dagegen liegt in diesem dorsalen Gefäss ein Organ, das seiner Bedeutung nach, wenn man es nicht als blutbildendes Organ auffassen will, völlig räthselhaft ist, und nur mit einem ähnlichen Gebilde verglichen werden kann, das erst wieder bei viel höher organisirten Anneliden bekannt geworden ist. Dieses Organ ist ein solider Zellstrang, festgewachsen mit ziemlich breiter Basis am Anfangstheil des Magendarms, und zwar nicht genau in der Mittellinie, sondern etwas nach der Seite gerückt, der frei in das Lumen des Rückengefässes hineinragt und allmählich sich zuspitzend, allen Schlängelungen desselben folgend, fast bis zu der Stelle reicht, wo die Auflösung des einfachen Gefässes in die beiden ventral herabziehenden Schlingen erfolgt. Dieser Zellenstrang, meist rund im Querschnitt (Fig. 10), besteht aus einer mehr oder weniger feinkörnigen glänzenden Grundsubstanz von gelblicher Färbung, in der runde Kerne so angeordnet liegen, dass man geneigt wäre, anzunehmen, dieselben gehören zu einem Cylinderepithel, dessen Zellen im Centrum zusammenstossen; niemals jedoch gelang es mir, Zellgrenzen nachzuweisen, auch liegen mitunter Kerne weiter nach innen, oft im Centrum des Stranges selbst, woraus hervorgeht, dass die Zellen, ohne sich gegenseitig abzugrenzen, so aneinander gelagert sind, dass sie wirklich einen soliden Strang bilden. In Fig. 10 liegt die Membran des Gefässes in Folge ihrer Contraction dicht dem Organe an, in den Figg. 5, 6, r und 8, rg (einem horizontalen Längsschnitt) liegt er frei in dessen Lumen.

Ein Gebilde bei anderen Anneliden, das man mit diesem eigenthümlichen Organ des Ctenodrilus allenfalls vergleichen könnte, ist von *Claparède* bei verschiedenen sedentären Polychaeten beschrieben worden[1]). „Une particularité très-singulière de certaines Annélides sédentaires, est de renfermer dans l'intérieur du vaisseau dorsal un organe de couleur sombre (brun, verdâtre ou même noir), qui peut abstruer la plus grande partie du calibre." Besonders angeführt und näher geschildert wird dies Organ von den Cirrhatulus-Arten und Terebella multisetosa; ferner gesagt, dass es auch bei verschiedenen anderen Terebelliden vorkomme. Bei Audouinia filigera sei es „un boyau, dont la paroi présente de nombreux replis longitudinaux."

Ich machte zur Vergleichung selbst Schnitte durch eine Terebella aus dem Mittelmeer, bei der ich ein ähnliches Verhalten fand; ein in

[1]) *Ed. Claparède*, Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. — Derselbe: Recherches sur la structure des Annélides sédentaires.

vielfache Falten gelegtes Organ füllt fast das ganze Lumen des Gefässes aus (Fig. 16), so dass die Blutflüssigkeit zwischen Gefässwand und diesem Organ in den Falten des letzteren und in dem von ihm eingeschlossenen Hohlraum Platz findet. Doch scheint es mir in diesem Falle kein wirkliches Rohr zu sein, sondern vielmehr ein breites Band, das sich faltend und windend nur zu einem Rohr zusammenlegt; wenigstens finde ich in allen Schnitten eine Trennungslinie (Fig. 16, x); auch sind es nicht allein Längs-, sondern auch unregelmässige Querfalten, welche auf Querschnitten dieses Bild hervorrufen. In Fig. 17 ist ein Stück des Rückengefässes mit dem fraglichen Organ stark vergrössert dargestellt. Die Gefässwand (a) umschliesst die im Präparat geronnene und stark lichtbrechende Blutflüssigkeit (b) und innerhalb derselben ein Stück des Bandes. Die Zusammensetzung aus Zellen, die *Claparède* nicht sicher nachweisen konnte, ist hier sehr deutlich; das Band selbst ist nicht durchaus gleichartig, sondern stellt selbst wieder einen sehr flachgedrückten Schlauch vor; die Wandungen bestehen aus einem hohen Cylinderepithel, dessen Zellen nach aussen scharf begrenzt, nach innen hin ohne deutliche Grenze sind; im Innern sieht man noch zahlreiche Querschnitte von Zellen, da bei den starken Windungen des Ganzen fast immer einzelne Theile tangential getroffen werden.

Claparède ist geneigt, diese Organe zu identificiren mit anderen, die bei zahlreichen Anneliden als stark dunkelgefärbte Zellenstränge der Wandung der Gefässe, besonders des Bauchgefässes aussen anliegen, und die er mit dem Namen „substance chloragogène" bezeichnet, obwohl damit über ihre physiologische Bedeutung nichts gesagt ist. In wie fern diese Homologisirung richtig ist oder nicht, kann hier nicht Gegenstand der Erörterung sein; dagegen scheint es mir höchst wahrscheinlich, dass die im dorsalen Blutgefäss der Terebelliden u. A. vorkommenden pigmentirten Organe mit dem bei Ctenodrilus beschriebenen zusammengehören, nur erscheint es bei letzterem in sehr viel primitiverer Form. Dass das Organ ein Mesodermgebilde, unterliegt keinem Zweifel und leicht verständlich ist es, wie es bei Ctenodrilus, aus Mesodermzellen entstehend und am Darm festsitzend durch die Contractionen des Herzens in dieses hineingezogen wird und dort seine normale Lage findet; bei Weiterentwickelung der Kreislaufsorgane kann es nun ganz wohl auch im geschlossenen Gefässsystem diesen Ort behalten, sich selbst aber umgebildet haben. Andererseits liesse sich dann auch verstehen, dass dasselbe Organ in anderer Entwicklungsrichtung ausserhalb des Gefässes sich an dieses anlagerte; hierbei ist freilich Voraussetzung, dass die Form des Circulationssystems

von Ctenodrilus eine sehr alte sei, und das Auftreten des fraglichen Organs in eben diesen frühen Entwicklungszustand falle, — eine Annahme, die, wie ich vorgreifend bemerken will, darin eine Stütze findet, dass alle Organisationsverhältnisse unseres Thieres und seine Vermehrungserscheinungen einen sehr primitiven Character zeigen.

Bevor ich auf letztere näher eingehe, habe ich noch einige Worte über die Segmentalorgane von Ctenodrilus mitzutheilen, die abermals bei den allein zur Beobachtung gekommenen ungeschlechtlichen Thieren von einer auffallenden Einfachheit sind, und meiner Ansicht nach, soweit dies ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des auf geschlechtlichem Wege producirten Individuums überhaupt statthaft ist, direkt mit den Segmentalorganen der Annelidenlarven, speciell der Chaetopodenlarven (vgl. *Hatschek*, Entw. v. Polygordius) zu vergleichen sind. Ctenodrilus besitzt nämlich nur ein einziges Paar von Segmentalorganen, die schon oben als zwei dunkel pigmentirte Säckchen unmittelbar hinter dem Schlundkopf liegend erwähnt wurden, und in Fig. 1 deutlich zu sehen sind. Daselbst wurde auch angegeben, dass diese Organe im ersten Segment des Thieres liegen. Dies kann nun je nach den Anschauungen, die man sich darüber bildet, auch bestritten werden und ich lege darum wenig Gewicht darauf. Das ganze Organ nämlich, das gleich näher beschrieben werden soll, liegt allerdings vor dem ersten zweifellosen Dissepiment; allein wie aus Figg. 20 und 21, ferner Fig. 4 hervorgeht, befindet sich unmittelbar hinter der Ausmündungsöffnung der beiden Organe abermals ein dissepimentartiges Septum, das jedoch nicht die ganze Leibeshöhle durchsetzt, sondern nur die ventrale Hälfte, d. h. zwischen ventraler Leibeswand und Schlund ausgespannt ist, und von dem sich ausserdem ein horizontal verstreichendes Septum nach vorne zieht und die Retractoren des Schlundkopfes begleitet. Nimmt man dieses rudimentäre Septum als wirkliches erstes Dissepiment an, so liegen allerdings die Segmentalorgane im zweiten Segment, immerhin aber öffnen sie sich im ersten, indem sie das rudimentäre erste Dissepiment durchbohren oder vielleicht nur nach hinten ausstülpen, um gleich vor demselben nach aussen zu münden. Es sind übrigens alle diese Verhältnisse so ausserordentlich zart und schwierig zu untersuchen, dass ich nicht ganz sicher bin, ob jenes halbe Dissepiment eine zusammenhängende Membran ist, oder nur aus isolirten Fasersträngen besteht und ob ferner dasselbe nicht die ganzen Segmentalorgane auf ihrer Aussenseite bekleidet, so dass letztere in einer Ausbuchtung des ersteren und in Folge dessen trotz alledem im ersten Segment liegen. Mag dem sein, wie ihm wolle, zweifellos ist, dass vor der Ausmündung der Organe keine dissepimentähnliche Bildung mehr vorkommt.

Die Segmentalorgane selbst sind ausserordentlich dünnwandige, ziemlich gleichweite Schläuche, die nur gegen die äussere Mündung hin enger und dickwandiger werden; die Ausführungsöffnung ist sehr fein und nur am lebenden Thier zu erkennen, wo sie sich manchmal etwas öffnet und wieder schliesst; von der seitlich und ventral liegenden Oeffnung zieht der Schlauch nach hinten, biegt nach innen und vorne um, so dass die beiden Schenkel sich so innig berühren, dass höchst wahrscheinlich die sich berührenden Wandungen mit einander verwachsen sind (vergl. Fig. 8 und Fig. 21, s. o.). Die innere Mündung der Organe ist sehr schwer zur Darstellung zu bringen, da es beinahe keine sichere Grenze oder keinen festen Trichterrand gibt; es scheint das innere Ende des Schlauchs schräg abgestutzt zu sein, und zwar so, dass der längere Zipfel sich unmerklich auf jenes vorhin erwähnte horizontal verstreichende Septum verliert, das dem Rückziehmuskel des Schlundes folgt, während der übrige freie Rand, sehr dünn und fein, frei endigt. Am lebenden Thiere sieht man nämlich in der Gegend jenes Septums eine lebhafte, aber von sehr zarten Cilien hervorgebrachte Wimperbewegung von vorn nach hinten, die sich an die im Organ selbst herrschende anschliesst, mit dem Schlauche umbiegt und im äusseren Schenkel von hinten nach vorne geht. Die beiden Schläuche bestehen aus einer einfachen Lage sehr flacher Zellen, deren Protoplasma mit sehr zahlreichen dunkeln Körnchen angefüllt ist, und die sich durch keinerlei Reagentien scharf von einander unterscheidbar machen lassen; nur die Kerne sind an günstigen Präparaten zu erkennen. Erst in der Nähe der äusseren Mündung wird das Lumen enger und die Zellen deutlicher, das Protoplasma ist körnchenarm und mehr homogen, die Gestalt der Zellen cylindrisch, die Kerne gross und rund; auf dem Querschnitt finden sich sechs bis acht Zellen (Fig. 20, s. o.). Am besten wird das Verhalten ersichtlich sein aus Fig. 8, die einen Horizontalschnitt durch den vorderen Theil eines Ctenodrilus darstellt und die beiden Segmentalorgane in situ zeigt. Die beiden Figg. 20 und 21 sind zwei aufeinanderfolgenden verticalen Längsschnitten entnommen; Fig. 20 ist der mehr tangential geführte Schnitt mit dem der Ausführungsöffnung zunächst liegenden Theil des Organs, der vor dem senkrechten Septum d liegt; der andere der Mittelebene näher liegende Schnitt zeigt den hinteren umgebogenen Theil des Organs, hinter jenem Septum liegend, mit dünner körnchenreicher Wandung, deren Zellen nach dem Lumen zu keine scharfe Begrenzung zeigen. In keinem meiner Präparate war die im Leben deutliche Cilienbekleidung erhalten.

Es könnte nun die Frage aufgeworfen werden, ob die besprochenen Organe denn auch wirklich Segmentalorgane i. e. Excretionsorgane seien,

oder ob sie nicht etwa die bei einer grossen Zahl von Anneliden in verschiedenen Modificationen vorkommenden »Kopforgane« sensibler Natur sein möchten. Gegen die Auffassung als Segmentalorgane könnte ihre Gestalt und vor Allem ihre Lage im ersten Segment des Thieres, sowie der Umstand, dass nur ein einziges Paar vorhanden ist, geltend gemacht werden. Ad 1 ist zu bemerken, dass auch die Segmentalorgane anderer Anneliden ganz ähnliche Gestalten haben; so beschreibt *Eisig* [1]) die Segmentalorgane der Capitelliden in wenig abweichender Weise als zwei hohle Keulen, die an ihren dicken Enden verwachsen seien, eine Ausdrucksweise, die man auch bei Ctenodrilus anwenden könnte, wenn der innere Schenkel des Organs sich etwas verengern würde; auch insofern gleichen sich die Excretionsorgane dieser Thiere, dass hier wie dort eine gewisse Verbindung mit dem Peritoneum besteht, bei den Capitelliden mit dem Peritoneum der Leibeswand, bei Ctenodrilus mit den von jenem ausstrahlenden Dissepimenten ähnlichen Septen. Ausserdem kommt die von innen nach aussen gehende Wimperung im Innern des Organs dazu, um von vorn herein die Bedeutung als Sinnesorgan fraglich zu machen, die als Excretionsorgan zu festigen. In der Form schliessen sich diese Organe überhaupt eng an die der Segmentalorgane der meisten Polychaeten an, während sie allerdings von der bei Oligochäten gewöhnlichen abweichen.

In gleichem Sinne begründet die innere Oeffnung nach der Leibeshöhle zu die Deutung als Excretionsorgan, während die weite Entfernung vom Centralnervensystem, sowie der Mangel irgend einer stärkeren Innervirung entschieden gegen das »Sinnesorgan« spricht, wobei noch geltend gemacht werden mag, dass Ctenodrilus ja ausserdem seine Seitengrübchen am Kopflappen besitzt, die, obwohl von sehr einfacher Bildung, doch so gewiss den complicirteren Kopf- oder Nackengruben anderer Anneliden homolog sind, als die ebenso primitiven Kopf- und Wimpergrübchen der Rhabdocoelen und mancher Dendrocoelen mit denen der Nemertinen. Was nun den zweiten Einwand betrifft, dass die Organe nur in einem einzigen Paare vorhanden seien, und ihre Lage im ersten Segment des Thieres haben, so ist derselbe von viel bedeutenderem Gewicht; man ist gewöhnt, die Segmentalorgane als Characteristicum von hohem Werth für die Anneliden zu betrachten und, wie schon der Name anzeigt, sollen sie, wenn auch nicht in allen, so doch in einer grösseren Zahl von Segmenten, und zwar mehr im mittleren und hinteren Körperabschnitt, sich regelmässig

[1]) *Hugo Eisig*, Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. I.

wiederholen. Dass man auf diese Regelmässigkeit kein allzu grosses Gewicht legen darf, geht übrigens aus den schon citirten Untersuchungen von *Eisig* [1]) hervor, der bei den Capitelliden mitunter als Regel mehrere Segmentalorgane in einem Segment findet, und zwar in schwankender Zahl, sowohl nach den beiden Seiten des Thieres, als auch nach den Individuen. Immer aber finden sie sich in einer mehr oder weniger grossen Zahl hintereinander liegender Segmente. So wie man nun hier von einer secundären Vermehrung sprechen kann, so möchte man auch geneigt sein, bei Ctenodrilus an eine Reduction der Segmentalorgane in ihrer Zahl zu denken; allein einmal wird (immer nur bei den durch Knospung entstandenen Individuen) nur ein Paar Excretionsorgane angelegt, und dann lässt die Lage derselben im ersten Segment des Thieres die Annahme kaum zu, dass dieses Paar von einer grösseren Zahl ursprünglich angelegter Organe übrig geblieben sei. Denn nach *Eisig*'s Untersuchungen werden bei den Capitelliden mit dem Alter der Thiere gerade von vorne nach hinten die bereits angelegten (Larven-)Segmentalorgane resorbirt in dem Maasse, wie in den hinteren Segmenten neue gebildet werden, und allgemein gültig war für die Anneliden der Satz, dass im ersten Segment überhaupt keine Segmentalorgane vorkommen. Allerdings liegt nach *Hatschek* [2]) der Trichter des ersten Segmentalorgans von Polygordius im Kopfsegment, und dieser innere Abschnitt des Organs soll auch seinen Ursprung aus den Mesodermgebilden des Kopfes nehmen; der Ausführungsgang dagegen liegt im ersten Rumpf- also dem zweiten Körpersegment, was bei Ctenodrilus gerade nicht der Fall ist. Hier liegt ja äussere und innere Mündung im ersten Segment und höchstens der nach hinten ausgebogene Mitteltheil des Organs ragt durch das erste (noch dazu zweifelhafte) Dissepiment in das zweite (?) Segment hinein, so dass die Wahrscheinlichkeit sehr gross ist, dass das ganze Organ dem ersten Segment des Körpers (dem Kopfe im Sinne *Hatschek*'s) angehört. Dann aber können wir die betreffenden Organe des Ctenodrilus nicht dem ersten Segmentalorgan von Polygordius oder demjenigen eines anderen Anneliden gleichstellen, da diese nur im Rumpftheil vorkommen sollen. Der Umstand, dass nicht zwei Segmente an dem Organ participiren, ist ganz bedeutungslos, denn auch die Segmentalorgane der Capitelliden gehören immer je einem einzigen Segment an.

---

[1]) *Eisig*, Segmentalorgane der Capitelliden. l. c.

[2]) *B. Hatschek*, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien.

Wir sehen uns um nach Verhältnissen, mit denen wir die hier vorliegenden in Einklang bringen können, und meiner Ansicht nach finden wir dieselben in der »Kopfniere« der Polygordiuslarve, oder mit anderen Worten, bei Ctenodrilus hat sich das Excretionsorgan der Annelidenlarve als bleibendes und einziges Excretionsorgan erhalten. Wohl ist die geschlechtliche Entwickelung von Ctenodrilus unbekannt, es ist fraglich, ob er aus einer Larve, ähnlich der des Polygordius etc. hervorgeht, allein selbst bei directer Entwickelung hätte die Annahme nichts absurdes.

Allgemeine Folgerungen.

Die ganze bisher dargelegte Anatomie von Ctenodrilus berechtigt uns zu dem Schlusse, dass wir es mit einer sehr alten Form zu thun haben, was neben der Einfachheit der Organisation auch der Umstand schliessen lässt, dass in Ctenodrilus sowohl Eigenthümlichkeiten der Oligochaeten (Naïden, die noch mehr bei der nachher zu besprechenden Knospung hervortreten), als auch nur bei Polychaeten zu beobachtende Organisationsverhältnisse vereinigt sind: In Ctenodrilus ist ein Collectivtypus gegeben, der nahe an dem Vereinigungspunkt beider Gruppen steht; und der, trotz mancher später acquirirter Veränderungen in der Organisation oder mehr noch in der Entwickelungsweise dennoch von den gemeinsamen Stammformen in nicht zu vielen Punkten abweichen dürfte. Nervensystem, Muskulatur, die übrigen mesodermalen Bildungen, besonders auch Gefässsystem sind von äusserster Einfachheit (Geschlechtsorgane sind völlig unbekannt); dabei weisen Charactere wie Schlundkopf, Darmcanal, Borsten nach den Naïden, andere Eigenthümlichkeiten, wie das räthselhafte Organ im dorsalen Blutgefässe nach den Polychaeten hin. Und selbst, wenn man den Versuch machen wollte, den ganzen Ctenodrilus durch Degeneration und Reduction aus Obligo- oder Polychaeten entstanden sein zu lassen, so wäre das mit Rücksicht auf seine Excretionsorgane nicht möglich. Es hat ausser jenem einzigen Paare keine anderen, und da die übrigen Anneliden an jener Stelle keine haben, so können sie auch dort nicht übrig geblieben sein, sondern sie müssen zuerst dort gewesen sein und die Segmentalorgane der übrigen Anneliden sind secundäre Erzeugnisse.

Hatschek betrachtet den Polygordius und ferner den von ihm entdeckten Protodrilus als diejenigen Formen, die den Uranneliden unter den jetzt lebenden zunächst stehen, und Niemand wird leugnen, dass es niedrig stehende Formen sind; die Gründe für diese Anschauung sind die einfache Organisation des Polygordius und seine streng homonome Gliederung, bei der Entwicklung aus einer Rotatorien-ähnlichen Larve. Von Letzterer muss natürlich bei Ctenodrilus abgesehen werden, sonst aber stehen sich wohl beide Thiere an Einfachheit und Homonomität gleich, mit dem Unterschiede nur, dass bei Ctenodrilus eine segmentale Vermehrung der Excretionsorgane nicht stattgefunden hat, sondern dass das ursprüngliche einfach paarige Organ, vielleicht in seiner Gestalt etwas modificirt, erhalten blieb. Ueber andere Verhältnisse, z. B. des Schlundes, sowie über den Begriff „Kopf" werde ich mich bei Darlegung der Knospungsverhältnisse noch auszusprechen haben.

Was von Polygordius gilt, kann auch auf den entschieden einfacheren Protodrilus angewendet werden. Mit diesem hat Ctenodrilus noch die Einrichtung des Blutgefässsystems gemeinsam, mit dem Unterschied, dass das hinten offene Herz sein Blut aus der Leibeshöhle empfängt; das Bauchmark von Ctenodrilus lässt auf eine complicirte Zusammensetzung aus mehreren distincten Anlagen nicht schliessen, sondern ist ein einfaches, unpaares, symmetrisches Organ. Der Schlundanhang von Ctenodrilus weicht von dem des Protodrilus in seiner Gestalt wesentlich ab, kann jedoch nicht als Weiterentwicklung dieses angesehen werden. So bleibt also nur die äusserliche Segmentirung und die Borsten, die auf eine grössere Jugend des Ctenodrilus schliessen lassen; ich habe bereits gesagt, dass ich denselben auch nicht als Urform, d. h. als ein den Vorfahren der Anneliden unmittelbar folgendes Wesen ansehe, sondern annehme, dass er bereits eine beträchtliche Strecke sich selbständig fortentwickelt und Eigenthümlichkeiten erlangt habe, die seinen Vorfahren fehlten. Ich bin auch nicht der Meinung (wie auch *Hatschek* wohl nicht), dass Polygordius oder Protodrilus die ersten Formen sind, die den Larvencharakter abgestreift haben und die ersten Anneliden geworden sind, sondern zwischen den, sagen wir Rotatorien ähnlichen Ahnen und den genannten Thieren mögen gar manche Formen zu ergänzen sein.

Aber, und das scheint mir betont werden zu müssen, Ctenodrilus lässt sich nicht auf Polygordius oder Protodrilus zurückführen, wohl auf deren Larve, jedoch nicht auf die ausgebildeten Thiere; denn während diese im Laufe ihrer Stammesentwicklung mit der eintretenden Gliederung auch ihre Excretionsorgane segmental vermehrten, resp. solche an die Stelle

der entsprechenden Larvenorgane treten liessen, blieb bei jenem trotz eintretender Gliederung das Larvenexcretionsorgan bestehen; denn als etwas anderes lassen sich die Segmentalorgane des Ctenodrilus nach dem Dargelegten nicht erklären. Es sind also, vorausgesetzt, dass beide Gruppen weiter entwicklungsfähig waren, hier schon in früher Zeit zwei Wurzeln des Annelidenstammes gegeben, die sich ebensowohl divergent als convergent weiter ausbilden konnten. Und ich halte Ctenodrilus durchaus nicht für eine aberrante Form, für einen unfruchtbaren Seitenschoss, sondern in Rücksicht auf seine Organisation sowohl als auch seine Knospungsverhältnisse zunächst für den Ausgangspunkt der Naïden (wobei nur eine Wiederholung der Segmentalorgane nöthig ist, um eine typische Naïde zu repräsentiren), dann aber auch scheint es in Anbetracht seiner sehr primitiven Organisation im Zusammenhalt mit Strukturverhältnissen, wie das räthselhafte Organ im dorsalen Blutgefäss, nicht unwahrscheinlich, dass er auch zu polychaeten Anneliden in nahen Beziehungen stehen mag.

Hatschek scheint anzunehmen,[1]) dass die Oligochaeten durch Rückbildung höher entwickelter Anneliden entstanden seien, eine Anschauung, die gewiss Berechtigung hat, und möglicherweise auch in der Ontogenie später ihre Bestätigung findet. Ebensogut können aber auch aus Ctenodrilus-ähnlichen Thieren mit der Zeit in progressivem Sinne sich Formen entwickelt haben, die wir jetzt ruhig als nächste Verwandte jener in der Gruppe als Naïden bezeichnen, da wir keine wesentlichen Differenzen in der Organisation finden. Zeigt sich dagegen in der individuellen Entwicklung einzelner Formen ein wesentlicher Unterschied hinsichtlich der Entstehung eines Organs, z. B. des Nervensystems, so wird unsere Aufmerksamkeit offenbar auf Fragen obiger Art gelenkt; und selbst wenn dadurch ein »Riss durch die natürlichsten Gruppen der Anneliden bedingt würde,«[2]) so bewiese das nur, dass jene von uns aufgestellte Gruppe keine natürliche, und in der Aehnlichkeit der Organisation keine (nahe) Verwandtschaft begründet ist. Denn das von uns aufgestellte System ist doch nur der kurze Ausdruck unserer Ansichten über die Verwandtschaft der Formen, die sich ändern müssen mit jeder neuen Erkenntniss, die nicht geradezu bestätigend ist; in keinem Falle aber dürfen wir dem »System« zu Liebe

---

[1]) *Hatschek*, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden, pag. 62, sagt: »In Bezug auf gewisse Organe (Sinnesorgane, Bewegungswerkzeuge) zeigen die Oligochaeten eine niedrigere Stufe der Ausbildung, welche wohl zum Theil als secundäre Rückbildung zu erklären ist.«

[2]) *Hatschek* l. c. p. 59, Note 3.

unbequeme Funde bei Seite legen, da gerade solche über kurz oder lang Klärung herbeiführen können.

Die Gestalt eines Organs wird in hohem Grade mitbedingt durch die Forderungen, die an dasselbe gestellt werden, was so gut für das Nervensystem wie für andere Organe Geltung hat, und sowie in den verschiedenen Thiergruppen in differentester Weise Flossen oder Flugorgane entstehen, ebenso kann in zwei Abtheilungen eines in sich geschlossenen Thierstammes von oben herunter und von unten herauf durch Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen und alle möglichen anderen Agentien zweimal ein Aehnliches zu Stande kommen. An eine »polyphyletische Abstammung der Anneliden« (die an und für sich auch kein Unglück wäre), braucht man desshalb doch nicht zu denken, sondern in unserm Falle höchstens an eine solche der jetzigen Familie der Naïden.

Knospungserscheinungen.

Wie ich in den vorhergehenden Seiten schon mehrfach zu erwähnen Gelegenheit fand, kam mir unter den vielen Hunderten von Ctenodrilen kein einziges Exemplar zu Gesicht, an dem sich auch nur eine Spur von Geschlechtsorganen mit einiger Sicherheit nachweissen liess; ich bin daher völlig unfähig, auch nur eine Vermuthung auszusprechen, an welcher Stelle und aus welchen Elementen sich die Vermehrungsorgane bilden möchten. Dagegen zeigten fast sämmtliche Exemplare mit Ausnahme der ganz jungen Individuen, mehr oder minder vorgeschrittene Stadien ungeschlechtlicher Vermehrung durch Theilung, die wie wohl bei allen Naïden und wahrscheinlich den meisten Anneliden da, wo sie vorkommt, durch Knospungserscheinungen eingeleitet wird.

Während nun in den bisher bekannt gewordenen und genauer untersuchten Fällen derartiger Vermehrung die Knospung sowohl in Rücksicht des Ortes, an dem sie beim Individuum auftritt, als auch hinsichtlich der Zeitfolge in den verschiedenen Regionen desselben, ferner in der Knospungszone selbst höchst complicirt zu sein scheint, so dass die Aufstellung allgemein gültiger Schemata und Gesetze eine nicht leichte Aufgabe ist, treffen wir bei Ctenodrilus in allen diesen Hinsichten sehr einfache Verhältnisse an, die sowohl bei der Untersuchung, wie bei der Darstellung erleichternd zu Hilfe kommen. So ist man z. B. gezwungen, um die Reihenfolge der Knospungszonen bei einer schon aus verschiedenen jungen In-

dividuen zusammengesetzten Kette von Chaetogaster in ihrer Zeitfolge darzustellen, die complicirte Formel aufzustellen: [1]) A, A^3, A^2, A^2a^1, $(A^2\alpha)^1$, A^1a^1, A^1a, A^1aa, B, B^3, B^2, $(B^2\beta)^1$, $B^2\beta$, B^1, B^1b^1, B^1b, B^1bb; — bei anderen Naiden ist sie wohl einfacher, immer aber dadurch noch verwickelt genug, dass immer eine ganze Reihe von Segmenten je einem Tochterindividuum angehört, und dass in letzterem längst wieder Knospungszonen aufgetreten sind, bevor es in seiner Entwickelung soweit vorgeschritten ist, dass es sich als selbständiges Thier ablösen und weiterleben kann.

Einer der allereinfachsten Fälle ist der von Nais proboscidea [2]), in welchem das Schema folgendermassen lautet:

$$\underbrace{A}_{A} \underbrace{- a^7 - a^6 - a^5 - a^4 - a^3 - a^2 - a^1}_{B},$$

wobei also in einem Individuum zunächst eine Knospungszone auftritt, welche das Thier in zwei Zooide theilt; nehmen wir nun an, das Zooid A bleibe unverändert, so entstehen im Zooid B neue Knospungszonen und zwar in der Richtung von hinten nach vorn, so dass also in der dadurch entstehenden Kette das hinterste Zooid das älteste, das vorderste das jüngste ist. In derselben Weise können auch im Zooid A neue Knospungszonen auftreten. Auf diesen Vorgang der Entstehung der Ketten von Nais proboscidea und der Ketten mancher polychaeten Anneliden, z. B. Myranida (nach M. Edwards) lassen sich auch die complicirten Verhältnisse der andern Naïden und Chaetogaster zurückführen. Es ist immer das Schema der Entstehung der Bandwurmkette oder der Strobilabildung, das mit dem passenden Namen der »Strobilation« belegt wurde, und wobei immer das dem Entstehungs- oder Ausgangspunkt zunächstliegende Theilstück (im allgemeinsten Sinne gebraucht) das jüngste ist, entgegen der Segmentation, bei der dicht am Ausgangspunkt das älteste, je weiter davon entfernt, desto jüngere Theilstücke entstehen. Am einfachsten ausgedrückt wird der Unterschied in der Weise, dass man sagt, bei der Strobilation entstehen neue Theilstücke zwischen den beiden ältesten, und zwar in der Richtung von hinten nach vorn (für die Thiere, auf die man die Bezeichnungen »vorn« und »hinten« anwenden kann) [3]), während bei der

[1]) *Semper*, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Diese Zeitschrift Bd. III.

[2]) *Semper*, l. c. Taf. XV. Fig. 14.

[3]) Bei der Strobilation einer Scyphistoma, wo man von vorn und hinten nicht gut sprechen kann, müsste eine allgemeinere Ausdrucksweise gesucht werden; in dieser Hinsicht verweise ich auf *Semper*, Verwandtschaftsbeziehungen etc., dessen Darstellungen hier gefolgt ist, und die in diesen Fragen grundlegend sind.

Segmentation an das älteste Theilstück in der Wachsthumsrichtung immer jüngere angelagert[1]) werden, so dass bei der Strobilation das älteste, somit am einen, das zweitälteste am anderen Ende der ganzen Kette, dazwischen die jüngeren in der angegebenen Reihenfolge liegen, bei der Segmentation dagegen die Glieder in der Reihenfolge ihres Alters aufeinanderfolgen. Bezeichnet man das älteste Theilstück mit 1, das zweitälteste mit 2, das jüngste mit x, so ergibt sich

die Formel für Strobilation: 1, x, x—1, x—2 . . 4, 3, 2,
für Segmentation dagegen: 1, 2, 3, 4 . . . . . x—2, x—1, x.

Ich sah mich genöthigt, diese Verhältnisse nach *Semper* hier kurz auseinanderzusetzen, da wir bei Ctenodrilus eine Form der Knospungsfolge kennen lernen werden, die von der bisher allgemein gültigen der Strobilation vollkommen abweichend, ja geradezu entgegenstehend ist, ein Verhältniss, das um so mehr auffallen muss, als wir gesehen haben, dass Ctenodrilus als eine Ausgangsform aufzufassen ist, von der aus auch diese Vorgänge abgeleitet werden müssen.

Bei Ctenodrilus finden wir nämlich das merkwürdige, aber jedenfalls ursprüngliche Verhalten, das jedes einzelne Segment (mit geringer gleich zu erörternder Einschränkung) dadurch, dass zwischen ihm und dem nächsten eine Knospungszone auftritt, zu einem Zooid wird, welches sich zu einem selbständigen Thiere umbildet, und dass ferner dieses Auftreten der Knospungszonen ganz im Sinne der Segmentation, also von vorn nach hinten durch das ursprüngliche Individuum fortschreitet.

Betrachten wir uns Fig. 1 der Taf. XVI, die ein ziemlich junges Thier von 11 bis 12 Segmenten darstellt, so bemerken wir an der Grenze zwischen dem 3. und 4. Segment und an den beiden folgenden Grenzen je zweier Segmente kleine dorsale Erhebungen, die ersten Spuren der Knospungszonen; die vorderste Erhebung ist die älteste, die nächste die jüngere, die dritte die jüngste; bei einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, Fig. 2 (nach einem conservirten Thier skizzirt), zeigen sich fünf solcher Knospungszonen, bei Fig. 3, einem Thier mit 14 Segmenten, sogar sechs, die alle von vorn nach hinten an Ausdehnung abnehmen, ein sicherer Ausdruck ihres relativen Alters. Je älter das Thier wird, desto weiter werden sich die Knospungszonen entwickeln, desto mehr Segmente werden aber auch am Afterende neu gebildet, und in demselben Masse treten

[1]) Die Bezeichnung „angelagert" ist nicht so zu fassen, als ob aus fremdem Substrat Gebildetes an das vorher Bestehende sich einfach anlege, sondern es kann das Jüngere ganz wohl aus dem Aelteren hervorgehen.

neue Knospungszonen immer weiter nach hinten auf. Bis sich freilich die achte oder gar neunte nach hinten hin zu bilden anfängt, haben die vorderen ihre Reife bereits soweit erlangt, dass das ursprüngliche Individuum in eine Anzahl Zooide von vorn nach hinten zerfällt, die sich nach ihrer Trennung rasch in neue Thiere ausbilden. Ebenso wächst das übrig gebliebene Hinterende, das entweder schon Knospungserscheinungen aufweisen kann oder auch nicht, in ein vollkommenes Thier aus, bei dem sich derselbe Vorgang wieder abspielt, wie wahrscheinlich auch bei den vorderen Theilprodukten, bis vielleicht eine Zeit kommt, wo alle Individuen diese Vermehrungsweise aufgeben, um Geschlechtsorgane zu entwickeln, und sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen.

Der Gegensatz zwischen diesem Knospungsmodus und dem der ächten Naïden liegt auf der Hand; abgesehen davon, dass bei letzteren immer eine grössere Anzahl von Segmenten von je zwei Knospungszonen eingeschlossen wird, dass also jedes junge Zooid aus mehr als zwei reifen Segmenten des Mutterthieres besteht, müsste auch bei Ctenodrilus, wenn sich nach dem Gesetz der Strobilation die Knospungszonen bilden würden, die erste und älteste hinten, sagen wir im achten Segment auftreten, die zweite im siebenten, und die jüngste müsste zwischen drittem und viertem erscheinen (denn die davor liegenden können aus Gründen, die gleich erörtert werden sollen, nicht in Betracht gezogen werden). Andererseits würde die Knospung von Naïs der des Ctenodrilus entsprechen, wenn (um mit willkürlich angenommenen Zahlen zu operiren) in einem Individuum von 30 Segmenten, das am Hinterende durch Segmentation immer noch neuen Zuwachs erfährt, die erste Knospungszone im 12. Segment, die zweite im 18., die dritte im 22., die vierte im 25. etc. entstünde; so aber entsteht die erste vielleicht im 20., die zweite im 14., die dritte im 10., die vierte im 8. etc.

Bevor ich auf die Vergleichung der allgemeinen Knospungsverhältnisse von Ctenodrilus und der ächten Naïden eingehe, und ehe ich die Vorgänge in der einzelnen Knospungszone schildere, die zur Erzeugung neuer Individuen führen, muss ich noch einiges über die vordersten Segmente des Ctenodrilus und ihre Beziehung zu der Summe der übrigen Segmente vorbringen. Während nämlich vom Vorderende des 4. Segments an (wobei das zweifelhafte halbe Dissepiment vorn im Kopf ausser Acht gelassen, und die Segmente nach den Borsten gezählt sind) in jedem weiter nach hinten liegenden Segment eine Knospungszone auftritt, geschieht dies niemals in den drei vordersten Segmenten; so oft auch in den aus dem ersten Zooid (vgl. Fig. 1, 2 u. 3) entwickelten Thieren durch Knospung

Ketten von Zooiden erzeugt werden mögen, immer ist das erste Zooid das alte, unveränderte; es enthält immer den alten Schlundkopf, Schlund, Segmentalorgane, Rückengefäss und das erste Darmsegment, mag sich sein Hinterende noch so oft neu ergänzen müssen. Da wir nun sehen, dass jedes Zooid nur ein Körpersegment des alten Thieres mit bekommt, so könnte uns billig wundern, dass das bei dem ersten Zooid nicht der Fall ist, dass dies (den Kopf zu einem Segment angenommen mit *Hatschek*[1]) zwei Rumpfsegmente erhält, also seinen Geschwistern nicht aequivalent ist. Aus manchen Gründen jedoch, die ich später zu discutiren gedenke, müssen wir alle die Segmente, welche nur den vom Ektoderm gelieferten Schlund enthalten, dem Kopfe zuzählen und den Rumpf erst von dem Segment an rechnen, in welchem Schlund und Mitteldarm zusammentreffen. Wir verstehen dann, warum in der Region der beiden vordersten Segmente keine Knospungszone auftreten kann; die Kopfregion zeigt niemals Knospungszonen, sondern nur im Bereich des Rumpfes treten solche auf.

Eine Eigenthümlichkeit der Knospungszonen des Ctenodrilus pardalis ist es, dass in ihnen niemals, so lange die Zooide mit einander verbunden bleiben, Segmentirung auftritt, weder in der vorderen Hälfte jeder Zone, die zum Rumpfende des vorderen, noch in dem Theile, der zum Kopfe des hinteren jungen Thieres wird; erst nach der Ablösung der einzelnen Zooide, oder wie es hier fast aussieht, nach dem Zerfall des Thieres in seine Segmente, erscheinen mit dem Wachsthum der Zonenhälften am Vorder- und Hinterende die neuen Segmente mit ihren Organen. Bei den ächten Naïden dagegen differenzirt sich das Material der Knospungszonen schon während des Zusammenhängens in so weitgehendem Masse, dass bei der Trennung der Kette die einzelnen Zooide schon als ausgebildete Thiere betrachtet werden können. Diese Erscheinung gibt uns den Schlüssel zur Erklärung, wie aus dem segmentalen Auftreten der Knospungszonen bei Ctenodrilus die dem Gesetze der Strobilation folgenden Knospungserscheinungen der Naïden (im engeren Sinne) und mancher anderer Anneliden entstanden sein mögen.

Offenbar ist es ein secundärer Zustand, wenn sich immer erst zwischen je zwei, drei oder vier Segmente eine Knospungszone einschiebt, statt dass

---

[1]) *Hatschek*, l. c. Ich kann, so sehr ich *Hatschek* in der Deutung der Körperregionen des Polygordius Recht gebe, doch nicht mit ihm einverstanden sein, wenn er in dem ganzen Entwicklungskreis der Anneliden immer nur das einzige vorderste Segment als »Kopf« gelten lässt, und die dahinter liegenden als Rumpfsegmente, in welche erst secundär Kopforgane hineingezogen wurden. Vgl. darüber weiter unten.

jedes einzelne Segment zu einem Zooid wird. Bei diesem complicirteren Verhältniss sind wieder zwei Fälle denkbar: der einfachere, dass die Knospungszonen trotzdem im Sinne der Segmentation, von vorn nach hinten fortschreitend, auftreten, oder der bei den ächten Naïden repräsentirte, dass sie nach dem Gesetz der Strobilation, wie oben angeführt, sich entwickeln. Betrachten wir den einfacheren Fall, so könnten auch dabei wieder zweierlei Richtungen ausgebildet sein: entweder die Knospungszonen gliedern sich erst nach der Trennung der einzelnen Zooide in Organe und differente Segmente, oder aber die Ausbildung erfolgt ganz und gar während des Zusammenhangs der Zooide. In letzterem Falle erhielten wir eine Kette von ausgebildeten Individuen, von denen das vorderste das älteste, das zweite das zweitälteste etc. und das letzte das jüngste wäre, wofür mir kein Beispiel bekannt ist. Die erste Richtung dagegen scheint mir repräsentirt durch die im Anfang dieser Seiten erwähnte, von *Oscar Schmidt* [1]) entdeckte und mit Ctenodrilus offenbar nahe verwandte Parthenope serrata. Wenngleich aus der kurzen Beschreibung *Schmidt's* nichts Hierherbezügliches hervorgeht, so lässt sich doch aus der beigegebenen Abbildung herauslesen, dass jedesmal eine Anzahl von mehreren Segmenten zu einem Zooid gehört, welch letztere in der Reihenfolge von vorn nach hinten aufzutreten scheinen, wenn man aus der Ausbildung der sie trennenden Knospungszonen auf ihr Alter schliessen darf, was mir nach dem bei Ctenodrilus Gesehenen keinen Zweifel leiden kann. Nach dem Aussehen der Knospungszonen zu schliessen, nehmen auch die Entwicklungsvorgänge in denselben den nämlichen Verlauf, wie bei Ctenodrilus, woraus hervorgeht, dass sich die Zooide von einander trennen, bevor die Knospungszonen sich in characteristischer Weise gegliedert haben.

Diese Eigenthümlichkeit der Knospungszonen darf als Ursache betrachtet werden, warum bei Parthenope serrata der Knospungsmodus in segmentaler Reihenfolge beibehalten ist, wir wir ihn bei Ctenodrilus kennen lernten; denn wenn eine Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege zu Stande kommen soll, so kann das, beim Mangel neu hinzukommenden Materials am alten Thiere nur je nach der Reife, welche die einzelnen Regionen erlangt haben, geschehen; diese Reife aber tritt natürlicher Weise ceteris paribus mit dem Alter der Region ein und das Alter geht Hand in Hand mit der Reihenfolge der Segmente.

---

[1]) *Oscar Schmidt.* Sitzungsb. der Kais. Acad. der Wissenschaften Bd. XXIII. 1857.

Nachdem wir nun so den einen von Ctenodrilus ableitbaren Modus der Knospung kennen gelernt haben, wie er bis jetzt nur noch durch Parthenope serrata repräsentirt scheint, will ich versuchen, die Knospung, die nach dem Gesetz der Strobilation vor sich geht (Nais u. a.) ebenfalls auf die einfache Formel der Ctenodrilus zurückzuführen.

Wir können uns diesen Modus, wie ich bereits angedeutet habe, durch den Umstand herbeigeführt denken, dass, bevor die Zooide sich von einander trennen, die Knospungszonen ihren Embryonalzustand aufgeben und sich noch während des Zusammenhängens in all die Theile und Organe des jungen Thieres umbilden, die im andern Fall erst nach der Trennung aus ihnen hervorgehen. Geht diese Entwicklung schnell von statten, und wird das Auftreten neuer Knospungszonen nach hinten hin etwas verzögert (zwei Bedingungen, die recht wohl zusammenwirken können), so fällt es nicht schwer, sich den Modus zu construiren. Nehmen wir an, in Fig. 2, sei die erste Knospungszone (a) aufgetreten, und bevor noch die Zonen b, c, d und e entstehen, seien aus dem vorderen Theil der Zone a sieben bis acht Rumpfsegmente, die dem Zooid I zukommen, und aus der hinteren Hälfte zwei resp. drei Kopfsegmente für den ganzen dahinter liegenden Abschnitt des alten Thieres herausgebildet worden, — diese hätten sich ferner so gut wie zu voller Entwicklung ausgebildet, so wäre dadurch eine Kette von zwei Zooiden entstanden, die beide nahezu gleich gross und gleich entwickelt wären. Dadurch ist neues Material geschaffen für einen weiteren derartigen Vorgang; nehmen wir an, in dem hinteren Individuum II trete noch keine neue Knospungszone auf, dagegen in dem jungen, lebenskräftigeren machen sich Vermehrungserscheinungen geltend, so mag hier wieder an derselben Stelle, wie früher im ursprünglichen Thier (also immer im ältesten Rumpfsegment des Ganzen) eine Knospungszone auftreten, die sich abermals in der angedeuteten Weise entwickelt etc., und dann hätten wir hier das einfachste Schema einer Knospung im Sinne der Strobilation. Hier wären die ursprünglichen Kopfsegmente + 1 Rumpfsegment dem Scolex des Bandwurmkörpers parallel zu stellen, die Kette von Zooiden dahinter den Proglottiden, von denen ja auch die hinterste die älteste, die vorderste die jüngste ist.

Ob diese einfachste Form der Knospung im Sinne der Strobilation bei irgend einem Annelid stattfindet, oder in dem Entwicklungskreis der Anneliden jemals stattgefunden hat, mag dahingestellt bleiben; ich möchte die Frage eher verneinen als bejahen; dass es möglich wäre, ist ja leicht einzusehen, da die beiden in Anspruch genommenen Agentien: Beschleunigung eines Entwicklungsvorgangs bei gleichzeitiger Verzögerung eines an-

deren, oder in allgemeinster Ausdrucksweise »ungleichmässiges Wachsthum« nichts Neues und Absurdes ist; allein es liegt nahe, das Auftreten der Weiterentwicklung der Knospungszonen während des Zusammenhangs der Zooide erst bei Thieren zu suchen, die in ähnlicher Weise knospen wie Parthenope serrata, wo je einem Zooid eine grössere Zahl alter Rumpfsegmente mitgegeben wird. Je grösser die Zahl dieser im Verhältniss zur Segmentzahl des ganzen Thieres wird, desto weniger Knospungszonen werden im Sinne der Segmentation entstehen können, und es könnte dies soweit gehen, dass jedes Zooid halb so viel Rumpfsegmente des Mutterthieres erhalten soll, als dies überhaupt besitzt, in welchem Falle dann nur eine einzige Knospungszone etwa in der Mitte des alten Individuums auftreten könnte; hätte diese sich in ihre verschiedenen Organe differenzirt, so wäre eine Kette von zwei gleichwerthigen Individuen entstanden (wie oben), bei denen wieder in der Mitte des vorderen, in complicirteren Fällen auch des hinteren, je eine Knospungszone auftreten kann etc. Geht man nach dieser Richtung noch einen Schritt weiter, so kann man verstehen, wie selbst vor der völligen Ausbildung der ersten Knospungszone in ihre Derivate bereits in den beiden noch nicht einmal fertigen Individuen schon wieder je eine, — noch weiterhin je zwei und mehr Zonen auftreten können, wodurch wir die allercomplicirtesten Schemata erhalten, deren eines oben nach *Semper* angedeutet wurde.

Bei manchen Anneliden tritt die erste Knospungszone sogar noch weit hinter der Mitte des Körpers auf, die zweite einige Segmente weiter vorn, die dritte noch weiter nach vorn, so dass das vorderste Zooid auch in einer Kette von 6—8 Zooiden immer noch an Länge der Hälfte der Kette gleichkommt oder diese selbst übertrifft, besonders wenn das Auftreten neuer Knospungszonen rascher vor sich geht, als die Segmentirung der neuen Zooide; wir finden diese verhältnissmässig einfachen Verhältnisse bei Naïs proboscidea, Myrianida (nach *Semper*), während z. B. bei Chaetogaster eine höchst verwickelte Knospungsfolge dadurch eintritt, dass auch die einzelnen Zooide bereits wieder knospen können, bevor sie fertig ausgebildet sind und sich abgelöst haben.

Nachdem wir nun bei Ctenodrilus und wahrscheinlich auch bei Parthenope serrata Knospungserscheinungen kennen gelernt haben, die im Sinne der Segmentation vor sich gehen, lässt sich das Gesetz, dass die Knospung der Anneliden immer nach dem Schema der Strobilation erfolge (wie es nach den bisherigen Beobachtungen aufgestellt werden musste), [1])

[1]) *Semper*, Verwandtschaftsbeziehungen etc.

nicht mehr in dieser Allgemeinheit halten; immerhin mag es für die höheren Anneliden noch Geltung haben; denn, wenn wir auch im Stande sind, die Strobila-Form der Knospung auf die der segmentalen Knospung zurückzuführen, so bleibt sie doch in den Fällen als zu Recht bestehen, bei denen sie bisher beobachtet wurde, und muss da, wo sie existirt, in Gegensatz zur Segmentation gebracht werden.

Im Uebrigen aber ist diese Frage gar nicht von so besonderer Wichtigkeit; sie ist nur interessant ohne weitergehende Bedeutung. Viel wichtiger und hoch bedeutungsvoll dagegen ist die Anschauung, dass in Kopf und Rumpf der gegliederten Thiere zwei Theile gegeben seien, die im Sinne der Strobilation entstehen und sich im Sinne der Segmentation jedes in sich gliedern, eine Anschauung, die durch die vorhin versuchte Erklärung von der Entstehung der strobilaförmigen Knospung von Thierketten in keiner Weise alterirt wird, da sie mit dieser in keinem inneren Zusammenhang steht. Denn, wie wir sehen werden, gelten ganz dieselben Gesetze, wie sie von *Semper* für die einzelnen Knospungszonen der Naïden gefunden und in ihren allgemeinen Beziehungen ausführlich discutirt wurden, auch für die Knospungszone des Ctenodrilus, deren Auftreten und Entwicklung ich in Folgendem darlegen will, soweit ich es an dem für diese Verhältnisse höchst widerspenstigen Material untersuchen konnte.

Zunächst ist hervorzuheben, was ich bisher als das Verständniss erschwerend vernachlässigte, dass die Knospungszonen nicht genau an der Grenze je zweier Segmente auftreten, sondern immer unmittelbar hinter einem Dissepiment (vgl. Fig. 2), so dass beim Beginn der Knospung das vorderste Zooid besteht aus den 2 resp. 3 Kopfsegmenten, dem I. Rumpfsegment, einem ganz kleinen Theil des II. Rumpfsegments und der vorderen Hälfte der noch ganz schmalen Knospungszone, — das zweite Zooid aus der hinteren Hälfte dieser, dem Rest des II. Rumpfsegments, einem kleinen Theil des III. und der vorderen Hälfte der zweiten Knospungszone u. s. f. Es ist also hier schon genau so, wie wahrscheinlich bei den ächten Naïden, wo die Knospungszone wohl auch immer innerhalb eines Segments auftritt.[1])

---

[1]) Dies stimmt nicht mit den Ansichten *Tauber's*, Undersoegelser over Naidernes kjoensloese formering (Naturhistorisk Tidsckrift 3. R. 9. B), überein, der jedoch die Knospungsverhältnisse so vollkommen verkannt zu haben scheint, dass es nicht der Mühe verlohnt, auf seine Darstellungen einzugehen (vgl. l. c. pag. 87, These 25 und pag. 88, These 32 u. 34). Auch bei *Semper* finde ich folgenden Satz, l. c. pag. 241: »Der ganze in der Knospungszone auftretende Keimstreif entsteht aus der äussersten Zellenlage, welche durch Umbildung aus den Epidermiszellen zweier benachbarten Segmente hervorgegangen ist...« Es ist dies die einzige Bemerkung

Die erste Spur einer Knospungszone zeigt sich an den bezeichneten Stellen als eine kleine dorsale Erhebung (Fig: 1), in der eine reichliche Ansammlung der grünen Farbtröpfchen eine dunklere Färbung bedingt; die Erhebung wird hervorgebracht durch eine lebhafte Vermehrung der Epidermiselemente, die bald auch auf die Seitentheile sich erstreckt, so dass bald ein schmaler Wulst, oben breiter und höher, sich fast um das Thier herumzieht, nur an der Ventralseite noch nicht geschlossen ist (Fig.2, e). Bald greift die Zone rings um den Körper herum; durch fortgesetzte Vermehrung der sie constituirenden Elemente, die alle einen embryonalen Charakter haben, wird sie breiter und nun macht sich erst dorsal, später rings herum eine leichte Einschnürung geltend, die bald die Zone in zwei Theile spaltet, von denen der vordere mit *Semper* als Rumpfzone bezeichnet werden mag, da aus ihm in der Folge die Rumpfsegmente des vorderen Zooids hervorgehen, während die hintere Hälfte, die Kopfzone, den Kopf des hinteren Zooids aus sich herausbildet; diese Trennung ist deutlich aufgetreten in der Knospe a, Fig. 2, während sie in den jüngeren Knospen desselben Individuums erst angedeutet ist.

Am Zustandekommen der Zonen tragen neben den Epidermiszellen auch die Elemente des Mesoderms, welche die Leibeshöhle auskleiden, bei,

---

in der ganzen Arbeit, dass zwei Segmente an der Knospungszone betheiligt seien, oder mit andern Worten, dass die Knospungszone am Dissepiment auftrete, so dass ein Theil vor, der andere hinter demselben liege. Nun scheint mir das von vornherein unwahrscheinlich zu sein, da in diesem Falle z. B. der Ausführungsgang des Segmentalorgans des vorhergehenden Segments und das alte Dissepiment in der Knospungszone selbst liegen müsste, so dass bei einer Weiterentwicklung der Zone das Segmentalorgan nothwendig zerreissen müsste. Nirgends in *Semper*'s Abhandlung steht jedoch ein Wort davon, dass man auf Schnitten durch die Knospungszone den Querschnitt eines alten Segmentalorgans antreffe, woraus schon zur Genüge hervorgeht, dass die Ausmündungsstelle des vorhergehenden Segmentalorgans vor der Stelle liegen muss, an der die Knospungszone auftritt, dass sich aber die Zone so in das Segment einschiebt, dass sie zwischen die jedem Segment zukommenden Theile je zweier Segmentalorgane zu liegen kommt. Nach mündlicher Mittheilung hat Prof. *Semper* auf diesen Punkt auch gar kein besonderes Gewicht gelegt, so dass jener oben citirte Satz vielleicht im Anschluss an die *Tauber*'schen Darstellungen geschrieben wurde, und nicht von Belang ist.

Ich halte den Umstand, dass die Knospungszone innerhalb eines Segmentes auftritt, für nicht unwichtig und für ein Hilfsmittel zu richtiger Auffassung des Annelidenkörpers. Es war mir hier darum zu thun, wahrscheinlich zu machen, dass die Verhältnisse bei den Naïden von denen bei Ctenodrilus in dieser Hinsicht kaum abweichen dürften, nur kann wohl leichter eine Täuschung vorkommen, da die Segmente sehr kurz sind und die Knospungszone sehr nahe hinter dem Dissepiment auftritt.

indem sie die Wölbungen, welche durch die Vermehrung der Epidermiszellen entstehen, dicht ausfüllen, was natürlich ebenfalls nur unter starker Vermehrung stattfinden kann (Fig. 11 M).

Es scheint nun, wie aus der Vergleichung von Objekten, nach denen Fig. 2 und 3 gezeichnet sind, hervorgeht, dass ein Theil der jungen Zellen in der vorderen Hälfte der Knospungszone, also in der Rumpfzone schon jetzt dazu dient, den kleinen davorliegenden Theil des Muttersegments zu vergrössern, indem die betreffenden Zellen der Zone sich zu Elementen umbilden, wie sie sonst der Epidermis eigen sind, oder mit andern Worten, dass auf Kosten der Elemente der Rumpfzone ein Wachsthum des davorliegenden Segmentstückes stattfindet, wie es unausgesetzt am Hinterende des ganzen Thieres vor sich geht. Es ist wenigstens leicht, die Beobachtung zu machen, dass, je entwickelter die Knospungszone ist, ein desto grösseres Stück Körpersegment zwischen der Zone und dem unmittelbar vorhergehenden Dissepiment liegt (vgl. Fig. 2 gegenüber Fig. 3). Da in den inneren Organen des Thieres, Darm und ventralem Blutgefäss, entsprechende Wachsthumserscheinungen nicht vorkommen, so ist klar, dass diese Organe mit dem Verbreitern der Zone und dem Längenwachsthum des erwähnten Segmentstückes eine entsprechende Dehnung erfahren müssen, die sich denn auch deutlich genug in der mit der Camera gezeichneten Fig. 14 ausspricht. Das Nervensystem dagegen scheint, so weit es die Ganglienzellen des Bauchmarks anlangt, regen Antheil an der Vermehrung zu nehmen; denn man ist nicht im Stande, auf Querschnitten durch eine derartige Zone eine Ganglienzelle von einer Epidermiszelle zu unterscheiden, alles trägt den Charakter embryonaler, in starker Vermehrung begriffener und dichtgedrängter Zellen. Die Faser- oder vielmehr Punktsubstanz (um einen bezeichnenden Namen zu gebrauchen) streckt sich in die Länge, so dass sie bei etwas tiefer gehender Einschnürung zwischen Rumpf- und Kopfzone fast bis zum Verschwinden dünn wird. Wie es mit der Muskulatur steht, ist erst recht nicht zu sagen, da diese an und für sich so fein ist, dass man Mühe hat, sie aufzufinden. Offenbar zeigen alle diejenigen Organe, die bei der später erfolgenden Theilung zerreissen müssen, von Anfang an keine Vermehrung ihrer Elemente, sondern eine Dehnung der vorhandenen, während das Material für das neu zu bildende in voller Vermehrung begriffen ist.

Die complicirten Vorgänge, wie sie nach *Semper* bei der Knospung von Nais und Chaetogaster eine so grosse Rolle spielen, indem durch Einwanderung von Epidermiselementen in die Leibeshöhle ein Keimstreifen

gebildet wird, aus dem die verschiedenen Organe, ausser einem Theil des Nervensystems die sämmtlichen Mesodermbildungen, hervorgehen, finden hier nicht statt, das Nervensystem bleibt immer in primitivster Weise in der Epidermis selbst liegen, in der es entsteht, und die Mesodermgebilde der Knospungszone scheinen ganz und gar durch Vermehrung der vorhandenen Mesodermelemente aufgebaut zu werden. Wenigstens kann man überall zwischen Epidermis und Mesoderm die feine Basalmembran der ersteren erkennen, auch wenn die Muskulatur vollkommen zu fehlen scheint. (Vgl. Fig. 11.)

Die nächsten zur Beobachtung kommenden Vorgänge beziehen sich mehr auf die Kopf-, denn auf die Rumpfzone; in letzterer ist die Vermehrung der Zellen auf der Rückenseite des Thiers am stärksten, es zeigt sich daselbst sehr bald zunächst eine solide Zelleneinwucherung nach vorn zu, welche durch das Auftreten eines feinen Spaltes (auf dem verticalen Längsschnitt) zu einer Einstülpung des Ectoderms wird. In weiter vorgeschrittenem Stadium zeigt dies Fig. 19, E., welche den dorsalen Theil einer Knospungszone im medianen verticalen Längsschnitt darstellt. Es ist dies die Anlage des Enddarms, der dem vorhergehenden Zooid zugehört. Wie in der Abbildung angegeben, liegt dieser Enddarm der Knospungszone mit seiner ventralen Fläche dem alten Darm fast direct auf; das Darmepithel ist an dieser Stelle wohl in Folge der durch das Wachsthum der Rumpfzone hervorgerufenen Dehnung viel niedriger, als an anderen Stellen; zwischen ihm und der Einstülpung liegt nur das feine Darmfaserblatt, wenn die Membran den Namen verdient. Zwischen dorsaler Wand der Einstülpung und Epidermis liegt eine beträchtliche Ansammlung von Mesodermgewebe, das wahrscheinlich beim späteren Längenwachsthum und der Dissepimentbildung den Baustoff zu Peritoneum und Darmfaserblatt liefert. Zu bemerken ist noch, dass die Einstülpung des Ectoderms verhältnissmässig breit ist, sodass sie auf dem Querschnitt ein wenig auf die Seiten übergreift; der Enddarm erscheint dadurch plattgedrückt. In diesem eben skizzirten Stadium verharrt der Enddarm der Knospungszone lange Zeit, bis zur Trennung der Zooide von einander, höchstens macht sich an ihm noch eine Streckung bemerkbar und ein Auseinanderweichen seiner inneren Wandung, in Folge dessen er bei einem reifen Zooid (Fig. 9) etwas geöffnet und stark nach oben gekrümmt ist.

Die Umbildung der Rumpfzone während des Zusammenhangs der Zooide wird vollständig durch die starke, zunächst dorsal und ventral auftretende Abschnürung gegen die Kopfzone (siehe erstere in Fig. 19), indem daselbst offenbar durch in entgegengesetzter Richtung auftretende Ein-

wucherungen resp. Einstülpungen eine Zerrung der Elemente bedingt wird; in Fig. 19 sind die verbindenden Epidermiszellen so klein und niedrig, dass die Trennung fast bis auf die Basalmembran oder Muskulatur geht.

Viel bedeutender und mannichfaltiger sind die Umänderungen in der hinteren Abtheilung der Knospungszone, der Kopfzone. Hier sind vor allem bemerkenswerth die Verdickungen, die in der dorsalen Mittellinie und zu beiden Seiten sich bemerkbar machen. Zunächst nämlich greift die Knospungszone, sofern sie sich durch Vermehrung der Elemente der Epidermis characterisirt, in der ventralen Mittellinie und in der Ausdehnung des Bauchmarks nicht weiter verändernd ein, höchstens in dem pag. 405 angegebenen Sinne, dass alle Elemente einen indifferenten, embryonalen Charakter angenommen haben und mit der Verbreiterung der Zone sich entsprechend vermehren. Dorsal dagegen erhebt sich bald, noch bevor der Enddarm in der Rumpfzone sich eingesenkt hat, die Epidermis in einem nach vorn strebenden Wulst (Fig. 3), der mit der Ausbildung der Zone, und in dem Maasse, wie der Enddarm entsteht, sich mehr und mehr erhebt (Fig. 14); es ist dies der Kopflappen des späteren Thieres, oder je des hinteren Zooids. In ungefähr der nämlichen Zeit hat sich auch unabhängig vom Kopflappen jederseits der seitliche vordere Rand der Kopfzone zu einem Wulst verdickt, der ventral allmählich in die flache Zellwucherung der Bauchseite schräg nach hinten verstreicht, nach dem Rücken hin mit der Erhebung des Kopflappens in Verbindung tritt. Es ist schwer zu sagen, welche Anlagen etwas früher als andere entstehen, da die Untersuchung der Knospungszone nicht am lebenden Object vorgenommen werden kann, sondern durch Vergleichung mehr oder weniger weit vorgeschrittener conservirter Knospungszonen die Aufeinanderfolge der Vorgänge erschlossen werden muss.

Ziemlich frühzeitig treten im Kopflappen die Veränderungen ein, welche ihn noch während des Zusammenhangs der Zooide zu fast völliger Ausbildung führen.

Schon sehr bald nach der ersten Erhebung des Kopflappens, wenn er etwas grösser geworden ist, als die in Fig. 1 gezeichneten, macht sich in ihm eine kleine Höhle bemerkbar, die mit der Leibeshöhle des Thieres nicht in Verbindung steht; das kommt daher, dass bei der durch Vermehrung der Epidermiszellen hervorgerufenen Wulstbildung die Epidermis sich von der darunter liegenden Muskulatur und dem Peritoneum abhebt, so dass zwischen ihr und den letztgenannten Gebilden ein Spalt auftritt. Gegen diesen, »die Kopfhöhle«, ist die emporgehobene Epidermis scharf

abgegrenzt, wie es scheint, durch die feine Basalmembran; gegen die Leibeshöhle zu dagegen scheint die Muskulatur keinen sehr dichten Abschluss herzustellen, da schon, ehe andere Veränderungen sichtbar werden, einzelne kleine Zellen in der Kopfhöhle sich zeigen, die sich an die Wandungen anlegen und später das Netz von Fäden bilden, das im ausgebildeten Thier in der Höhlung des Kopflappens gefunden wird. Diese Zellen sind offenbar Produkte des Mesoderms, die durch die Auskleidung der Leibeshöhle hindurchgedrungen sein müssen. Auffallender Weise wird beim Höherwerden des Kopflappens die an jener Stelle liegende Längsmuskulatur etwas verstärkt; ob dies durch Contraction zu Stande kommt, was mir das Wahrscheinlichste zu sein scheint, da die Stärke sehr wechselnd ist, oder aber ob andere Mesodermgebilde sich zwischen Muskulatur und Darm einschieben und daselbst eingezwängt den Anblick von längsverlaufender Faserung gewähren, ist schwer zu entscheiden. Vermuthlich wirken beide Momente zusammen, um Bilder zu erzeugen, wie Fig. 19, die einen verticalen Längsschnitt durch eine weit vorgeschrittene Knospungszone darstellt; hier ist die Faserlage zwischen Kopflappen und Darm ganz besonders stark, und bei der tiefrothen Färbung, welche das Objekt angenommen hatte, war von zelligen Mesodermgebilden nichts mehr zu erkennen; ich besitze jedoch zahlreiche Präparate, in denen letztere gegenüber der Muskulatur weit mehr hervortreten.

In der abgebildeten Kopfzone (Fig. 19) ist die Kopfhöhle (k h) schon stark ausgebildet und in ihr das Netzwerk von Bindegewebe recht deutlich. Zugleich hat sich aber auch das dorsale Schlundganglion bereits vollkommen ausgebildet. In dem medianen Längsschnitt ist kaum mehr als die sehr kurze Commissur, (g), d. h. die Punktsubstanz des dorsalen Ganglions getroffen, während die durch starke Vermehrung der Epidermiselemente entstandenen Ganglienzellen jederseits in zwei Haufen angelegt sind. Es geht daraus hervor, dass der Struktur des ausgebildeten oberen Ganglions entsprechend im Kopflappen der Knospungszone zwei Centren der Zellenvermehrung auftreten, in denen durch Umbildung von Epidermiszellen (embryonalen Charakters) Ganglienzellen gebildet werden, die sich durch Fasersubstanz (deren Bildung nicht beobachtet werden konnte) in Verbindung setzen.

Es ist offenbar, dass wir es hier mit dem ursprünglichsten Vorläufer der paarigen Anlage des oberen Schlundganglions bei Naïs, Chaetogaster etc. zu thun haben, nur mit dem Unterschied, dass hier, bei Ctenodrilus, wo das ganze Ganglion in der Epidermis liegen bleibt, nicht von einer Einwucherung zweier Sinnesplatten vom Ektoderm her die Rede sein kann;

sondern die im Ektoderm auftretenden Wucherungen bleiben daselbst liegen, ihre Elemente wandeln sich in Nervenelemente um, und setzen sich in der dorsalen Mittellinie in Verbindung.

Wohl scheint auch in dem abgebildeten Schnitt (Fig. 19) das Epithel des Kopflappens mehrschichtig zu sein, und ich will durchaus nicht behaupten, dass nicht auch in der Mittellinie aus tieferen Lagen von Epidermiselementen Ganglienzellen gebildet würden; allein das Studium von Querschnitten aus diesem und jüngeren Stadien zeigt, dass die Anlage, wie auch später das ausgebildete Ganglion bilateral symmetrisch ist.

Aus der weiteren Umbildung des Kopflappens ist nun nur noch hervorzuheben, dass die Scheidewand gegen die Leibeshöhle hin, wahrscheinlich durch Resorption vollständig verschwindet, so dass beim eben abgelösten Zooid letztere mit der Kopfhöhle communicirt (vgl. Fig. 9).

Schon in Fig. 19 ist an der Grenze zwischen Kopf- und Rumpfzone die neue Epidermis ausserordentlich niedrig, und dort wird auch später die Trennung in die benachbarten Zooide eintreten. Dabei fällt jedoch der Kopflappen fast senkrecht gegen die Längsaxe des Thieres ab, von einer Einstülpung des späteren Schlundes ist nichts zu sehen, und in der That findet die erste Anlage der Gebilde des Schlundes und Schlundkopfes auch nicht an der dorsalen Seite der Knospungszone, sondern p a a r i g jederseits statt.

Während sich nämlich der Kopflappen in der eben geschilderten Weise um- und ausbildet, schreitet die dorsal zuerst aufgetretene Verdickung der Kopfzone allmählich ventralwärts fort, wie das aus Fig. 2 und 3 erhellt, wenn man die dunkler gehaltenen Knospungszonen von hinten nach vorn vergleicht; die beiden seitlichen Wülste springen bald etwas weiter vor und zeigen, schon in einem Stadium, in dem der Kopflappen kaum seine halbe Ausbildung erlangt hat, die deutlichen Anzeigen einer Einstülpung, die ganz ähnlich derjenigen des Enddarms in der Rumpfzone des vorhergehenden Zooids ist. Zuerst bemerkt man auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 11 stellt eine Seite eines solchen durch eine Knospungszone dar; oben ist vorn) jederseits einen soliden Zellenzapfen sich nach hinten zwischen Epidermis und Darmwandung einschieben, dessen Elemente sehr lang und schmal sind, so das alle die Oberfläche erreichen (sch); sie entstanden durch Vermehrung der Epidermiszellen, in welche sie auch allmählich übergehen. Diese beiden Einwucherungen stehen weder dorsal, noch ventral in Verbindung, sondern sind jederseits selbständig aufgetreten. Zwischen der äusseren Grenze der Einstülpung und der emporgehobenen Epidermis findet in Folge lebhafter Vermehrung eine bedeutende

Ansammlung von Mesodermelementen statt (Fig. 11 M); nirgends kann man eine Andeutung einer Einwucherung von der Epidermis her erkennen, die Basalmembran des Epithels und selbst die Muskulatur (obwohl letztere nur schwach in Folge der Dehnung, und vielleicht auch nur in einzelnen Fasern) lässt sich noch überall unter der Epidermis nachweisen. Einzelne Muskelfasern, die überhaupt im Bereiche der Knospungszone eine Neigung zur Auflösung erkennen lassen, ziehen auch zwischen Einwucherung und Darm durch, und erhalten die Verbindung noch kurze Zeit mit der Muskulatur des vorhergehenden Segmenttheiles.

Bei weiterer Ausbildung der Kopfzone tritt in den beiden seitlichen Ektodermeinwucherungen ein Spalt auf (Fig. 12, schwache Vergr.), wodurch das Bild zweier Einstülpungen vollendet wird. Diese sind die erste paarig auftretende Anlage des Schlundes. Allmählich zieht sich diese Bildung jederseits gegen den Rücken hin, wo sich kurz vor der Ablösung der Zooide die Wandungen der seitlichen Einstülpung mit der schwachen Einbuchtung des Kopflappens (Fig. 19) in Verbindung setzen. Da während dieser Vorgänge die ganze Knospungszone an Breite zugenommen hat, so musste der Darm eine bedeutende Dehnung erfahren, die sich deutlich in Fig. 14 ausspricht; immer aber hängen die Zooide noch sowohl durch die ebenfalls stark gedehnte Muskulatur, als auch durch die enge Darmbrücke zusammen, und daher kommt es, dass der neu gebildete, aber noch nicht mit dem Darm in Verbindung getretene Schlund ersteren von oben, hauptsächlich aber lateralwärts umgibt. Dass an der Ventralfläche keine Einstülpung stattfindet, und auch nicht von den Seiten herübergreift, geht, abgesehen von anderen Präparaten, völlig klar aus Fig. 9 hervor, wo an der Unterlippe des jungen Zooids noch die Stelle sichtbar ist, an der es mit dem vorhergehenden zusammenhing.

Eine kleine Ausbuchtung der ersten Schlundanlage lateralwärts (Fig. 11, sch) kann nicht unerwähnt bleiben, da sie auch in späteren Stadien (Fig. 12) wiedergefunden wird; freilich weiss ich nicht anzugeben, was aus ihr wird, — vielleicht ist es die erste Anlage einer der Falten des Schlundkopfes; bedeutungsvoll für das Allgemeinverständniss ist sie entschieden nicht.

In dieselbe Periode, innerhalb welcher die bisher geschilderten Knospungserscheinungen und Neubildungen sich entwickeln, fällt auch noch das Auftreten zweier Organe, deren Entwicklung ich aber nicht in die Einzelheiten verfolgen konnte, da nur an besonders günstigen Präparaten hinsichtlich dieser subtilen Dinge etwas zu eruiren ist, nämlich des dorsalen Blutgefässes resp. des in ihm liegenden Organs und der Segmentalorgane.

Mit Ausnahme des vordersten muss jedes Zooid sich das Herz mit seinem darin liegenden Zellstrang neu bilden, während vom ventralen Blutgefäss bei der Trennung der Zooide jedes einzelne sein Stück erhält, das sich dann im neuzubildenden Kopftheil des jungen Thieres mit jenem in Communication setzen muss. Die Anlage des Rückengefässes trifft man nun am ehesten auf Längsschnitten (Fig. 18 und Fig. 9); man sieht da in dem nicht genau in der Mittellinie geführten Längsschnitt Fig. 18, in welchem die dünne Verbindungsbrücke des Darmes nicht getroffen ist, dorsal von letzterem einen kleinen Kreis von Zellen, der äusseren Darmwand resp. dem dünnen Darmfaserblatt dicht anliegend (r); da auf Querschnitten dasselbe Bild gefunden wird, so besteht die Anlage in einer kleinen Hohlkugel von Zellen. Woher dieselben stammen, ob aus der Wucherung der Mesodermzellen in der Knospungszone oder aus einer localen Wucherung des Darmfaserblattes kann ich nicht entscheiden; ebensowenig bin ich im Stande anzugeben, in welcher Art aus dieser Anlage die definitiven Gebilde hervorgehen, da es auch einige Zeit nach der Trennung der Zooide noch nicht über dieses Stadium hinausgekommen ist (Fig. 9). Das wahrscheinlichste ist nach einigen Präparaten, die ich erhielt, dass aus der beschriebenen Anlage nur das räthselhafte Organ des Rückengefässes hervorgehe, letzteres selbst aber dadurch gebildet wird, dass entweder das dorsale Peritoneum oder das Darmfaserblatt, die in der Kopfzone neu gebildet werden, mit einer Duplicatur dieses Organ umfassen.

Sicherer ist die Herkunft wenigstens des Haupttheils der Segmentalorgane; diese entstehen jederseits in der Mesodermanhäufung zwischen der Körperwandung und der Schlundeinstülpung (Fig. 11 M.), ebenfalls als rundlicher Zellcomplex, in welchem eine Höhlung auftritt (Fig. 18, s. o.). Bei dem Wachsthum der Kopfzone wird die übrige Masse des Mesoderms verwendet zur Ausbildung der Unterlippe und Schlundmuskulatur; dadurch kommt die hohle Anlage des Segmentalorgans frei zu liegen, kann nach innen in die Leibeshöhle sich öffnen, und sich andererseits an die Körperwand ansetzen, wo dann auf mir nicht bekannte Weise (ob durch Einstülpung vom Ectoderm her, oder durch einfaches Durchbrechen nach aussen?) die Ausführungsöffnung sich bildet.

Es wäre jetzt nur noch die Bildung der Nervencommissuren zwischen Bauchmark und dorsalem Ganglion zu besprechen; allein über diesen Punkt fehlt mir jede Beobachtung. Wie ich bereits angeführt habe, lässt sich in der ventralen Partie der Knospungszone nicht unterscheiden, was Ganglienzelle und was Epidermiszelle ist; es ist darum auch nicht auszumachen, ob das Bauchmark der Kopfzone direct aus dem alten in Folge von Ver-

mehrung seiner Ganglienzellen hervorgeht, oder aus der Ektodermverdickung durch Neubildung entsteht. Zweifellos sicher ist, dass die Fasersubstanz des Bauchstranges eine beträchtliche Dehnung erfährt, da durch sie, wie durch den alten Darm bis zuletzt eine Verbindung zwischen den einzelnen Zooiden bewerkstelligt wird. Da nun aber das ganze Nervensystem in der Epidermis liegt, und aus deren Elementen aufgebaut wird, so kommt es ziemlich auf dasselbe hinaus, ob man sagt, das Bauchmark, resp. der Ganglienbelag wächst in die Knospungszone hinein nach vorn, und jederseits in der Epidermisverdickung nach oben, um sich mit dem dorsalen Ganglion zu vereinigen, oder ob man alles das aus den Elementen der Knospungszone sich entwickeln und mit dem alten Bauchmark in Verbindung treten lässt. Am richtigsten dürfte die Auffassung wohl sein, dass in der Verdickung der Knospungszone, hier der Kopfzone ein Theil der Elemente sich im Anschluss an das alte Bauchmark nach vorn und oben hin in Nervensubstanz und Ganglienzellen umbildet, und mit dem isolirt aufgetretenen Kopfganglion in Verbindung tritt.

Wenn nun in der beschriebenen Weise die Entwicklung der Knospungszone so weit vorgeschritten ist, dass sich die Kopfhöhle mit der Leibeshöhle vereinigt, der Schlund seitlich und ein wenig auch dorsal um den alten Darm herum eingestülpt, das dorsale Ganglion ausgebildet, und mit dem von unten kommenden Bauchnervensystem in Verbindung gesetzt hat, dass die Anlagen der Segmentalorgane und des Rückengefässes vorhanden sind, und dass endlich in der Rumpfzone des vorhergehenden Zooids der neue Enddarm sich eingesenkt hat, dann tritt die Trennung in einzelne Zooide ein, und wie es scheint, zerfällt das ganze Thier ziemlich gleichzeitig in die sämmtlichen neuen Individuen, woraus hervorgeht, dass die hinteren jüngeren Knospungszonen die vorderen älteren eingeholt haben müssen, was sich denn auch beim Untersuchen derselben ergibt. Ehe die Thiere sich völlig von einander loslösen, reisst die Verbindung des Darmes entzwei; die Wunde schliesst sich sehr rasch, der Darm rundet sich vorn und hinten ab, wobei die Theile, die bei der vorherigen Dehnung in den Knospungszonen lagen, sich aus diesen zurückziehen (vgl. Fig. 9); der letzte Zusammenhang bestand noch, wie aus derselben Figur hervorgeht, an der Bauchseite unter der neuen Schlund- und Enddarmeinstülpung.

Die Weiterausbildung der abgelösten Zooide zu vollkommenen jungen Thieren geht nun, nachdem die Ernährung derselben durch das vorderste derselben aufgehört hat, und die Nothwendigkeit der eigenen Nahrungsaufnahme sich geltend macht, ungemein schnell vor sich, so dass mir eine genaue Verfolgung der dabei statthabenden Vorgänge nicht glückte. Alles,

was darüber zu erfahren war, ist Folgendes: Die eben getrennten Zooide geben in einem verticalen Längsschnitt das Bild von Fig. 9; der Darm ist an beiden Enden geschlossen, der in die Länge gewachsene Enddarm hat sich nach oben steigend fest an den Darm angelegt, das ganze Zooid besteht zunächst aus zwei Segmenten, von denen das vordere zum grössten Theil dem alten Thiere entnommen ist, während das hintere hauptsächlich durch Längenwachsthum der Rumpfzone zu Stande kam. Der Enddarm setzt sich nun, nachdem er an seinem vorderen blinden Ende abermals eine kleine Biegung ventralwärts gemacht hat, mit dem Mitteldarm in Verbindung; die Kopfzone wächst sehr rasch in die Länge, die Schlundeinstülpung tritt unter der Anlage des Rückengefässes ebenfalls mit dem Darm in Verbindung, und aus der unteren Partie der Schlundanlage wird das Epithel der Unterlippe, deren Bindegewebe und Muskulatur aus der Ansammlung von Mesodermzellen gebildet wird, die hauptsächlich jederseits in der Schlundeinstülpung vorhanden war.

Während die Kopfzone unter Ausbildung ihrer Organe, des Rückengefässes, der Segmentalorgane, der Schlundmuskulatur etc. in die Länge wächst, gliedert sie sich zugleich in die ihr zukommenden Segmente, und zwar entstehen in ihr 2 resp. 3 Dissepimente, wenn man das erste halbe (in Fig. 2 angedeutete) als wirkliches Dissepiment zählt; es ist mir nicht möglich, anzugeben, in welcher Reihenfolge dieselben auftreten, und auch das Erscheinen der Borsten konnte ich nicht benützen, um über das relative Alter der Segmente der Kopfzone Aufschluss zu erhalten.

Die Gliederung scheint ungemein rasch zu verlaufen, wenigstens fand ich immer nur entweder noch ungegliederte Kopfzonen, oder schon völlig ausgebildete. Der Umstand jedoch, dass die Ausbildung der Organe in in der Kopfzone von vorn nach hinten fortschreitet, dass z. B. der Kopflappen mit dem dorsalen Ganglion schon so gut wie fertig gebildet ist, bevor die Trennung der Zooide stattfindet, dass erst n a c h dieser die Schlundkopfpartie und ganz zuletzt der Schlund und seine Verbindung mit dem Darm auftritt, macht es höchst wahrscheinlich, dass auch die neuen Segmente sich von vorn nach hinten dem Gesetze der Segmentation folgend, von einander abgliedern.

Ganz sicher ist dies der Fall am Hinterende des jungen Thieres; auch dieses streckt sich, nachdem sich die Enddarmeinstülpung mit dem Mitteldarm in Verbindung gesetzt hat, in die Länge, wobei von vorn nach hinten Dissepimente auftreten, ebenso wie sich in derselben Reihenfolge die Borstenbündelchen zeigen. Es ist hier derselbe Vorgang wie beim Wachs-

thum am freien Afterende jeder ächten Naïde, oder wie bei Regeneration des Hinterendes verletzter Anneliden.

Bei Gelegenheit des Studiums dieser Wachsthumserscheinungen drängen sich nun verschiedene Fragen auf, die hier noch besprochen werden müssen, da die Verhältnisse gerade bei Ctenodrilus in Folge der höchst einfachen Vermehrungsweise recht klar sind und zur Discussion einladen. Es sei daher gestattet, von den im Vorhergehenden gemachten Erfahrungen ausgehend, einige

Allgemeine Bemerkungen

anzufügen, ohne unsern Gegenstand allzusehr aus dem Auge zu verlieren.

Wir machen zunächst bei einem eben abgelösten jungen Thiere die Bemerkung, dass es, fast genau aus einem einzigen Segment des Mutterthieres hervorgegangen, auch nur in wenig mehr, als diesem einzigen Segmente wirklichen Mitteldarm, Entoderm, besitzt (cf. Fig. 9); der Schlund sowohl, als auch der Enddarm sind Ektodermeinstülpung; im ausgebildeten Thier aber erstreckt sich der braun gefärbte Mitteldarm durch mehr als drei Segmente. und es entsteht die Frage, wie entsteht der neue Mitteldarm in den beiden oder drei ältesten Segmenten der Rumpfzone? Vier Möglichkeiten wären denkbar: 1. könnte man annehmen, das Stück Mitteldarm, welches an die Enddarmeinstülpung angrenzt und hinter dem einzigen Dissepiment liegt, das vom alten Thier herübergenommen ist, wachse durch Vermehrung seiner Elemente in die Länge, zugleich mit dem dazu gehörigen Ektoderm- und Mesodermtheil, und gliedere sich in mehrere Segmente; dann wären die fraglichen Entodermtheile direkte Abkömmlinge des ursprünglichen Entoderms. Das nämliche wäre der Fall bei der 2. Annahme, dass nur die Zone des eingestülpten Enddarms beim Längenwachsthum sich in Segmente gliedere, dass aber der Mitteldarm ebenfalls ein Längenwachsthum aufweise und in die neu gebildeten Segmente hineinreiche, während er den Enddarm hinausschiebe in die am Hinterende sich neu bildenden Segmente. 3. Könnte man daran denken, dass an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm einzelne Elemente des ersteren in letzteren hineinwuchern, und dort ohne Verschiebung des Ganzen durch ihre Vermehrung die vom Ektoderm gelieferten Enddarmzellen verdrängen (resorbiren), bis sie etwa zwei neue Segmente erobert hätten; 4. endlich liegt die Möglichkeit vor, dass aus den vom Ektoderm durch Einstülpung herstammenden Zellen des Enddarms durch direkte Umwandlung solche braungefärbte Zellen entstehen, die sich durch nichts von den ursprünglichen Entoderm-

zellen unterscheiden; in letzterem Falle wäre in derselben Weise, wie bei der Bildung der Gastrula durch Einstülpung des Ektoderms Entoderm geliefert.

Die beiden ersten Voraussetzungen werden in keiner Weise durch die Beobachtung gestützt, denn von einer regen Vermehrung der Entodermzellen ist auch nicht das Geringste zu sehen; die erste Annahme fällt schon dadurch, dass die Parthie des Körpers zwischen Vereinigungsstelle des End- und Mitteldarms faktisch keine Verlängerung und Segmentirung erfährt. Alle neuen Dissepimente entstehen im Bereich des Enddarms. Aber auch ein Verdrängen des letzteren aus seinen Segmenten durch den hineinwachsenden Mitteldarm ist nicht wohl möglich, da man hiebei annehmen müsste, dass das Darmepithel innerhalb des Darmfaserblattes leicht verschiebbar sei, was bei Ctenodrilus nicht der Fall ist, da zwischen beiden sich kein Blutraum befindet, wie bei vielen anderen Anneliden.

So bleiben also nur die beiden letzten Möglichkeiten, und es könnte schwer sein, sich für die eine oder andere zu entscheiden, denn wie soll man wissen, ob an einer bestimmten Stelle sich eine Ektodermzelle in eine Entodermzelle umgewandelt hat, oder ob sie nur durch eine solche verdrängt worden sei? Gegen diese letztere Hypothese aber spricht ein wohl zu beachtendes Factum. Es gibt recht grosse und wohl entwickelte Individuen von Ctenodrilus, die sechs, selbst sieben Knospungszonen aufweisen, so dass die hinterste oder sogar die beiden hintersten derselben schon in das Bereich des Enddarms fallen (vgl. Fig. 3, wo der Mitteldarm in Zooid V endigt); diese hinteren und jüngeren Knospungszonen entwickeln sich aber so schnell, dass sie ziemlich gleichzeitig mit den vorderen reif werden und sich trennen. Während dieser Zeit nun hat der Enddarm immer seine histologische Struktur beibehalten; so trennen sich hier Zooide ab, die lebens- und entwicklungsfähig sich zu reifen Individuen ihrer Art ausbilden und einen braungefärbten Mitteldarm erhalten, der als Entoderm angesprochen wird, obwohl die Thierchen bei ihrem Loslösen von der ganzen Kette keine Spur eines solchen mitbekamen. Es muss sich also in diesem Falle ganz nothwendig aus dem durch Einstülpung vom Ektoderm her entstandenen Enddarmepithel durch Umbildung Epithel des Mitteldarms gebildet haben, das sich nicht unterscheidet von dem nach den ersten Furchungsstadien aufgetretenen Entoderm bei der Larve, wenn wir nicht annehmen wollen, dass die auf geschlechtlichem Wege erzeugten Ctenodrilen sich in ihren Organen und Geweben wesentlich unterscheiden von den durch Knospung entstandenen.

Dieser Vorgang macht es nun höchst wahrscheinlich, dass auch bei jedem einzelnen Zooid die hinteren Segmente des Mitteldarms durch Umwandlung des eingestülpten Ektoderms, des Enddarms gebildet werden; wir haben es dann mit einer Entwicklungsweise zu thun, die bisher nur für die Bildung der Larve aus dem Ei Geltung hatte, nur für die Gastrulabildung. Von dem Momente der Einstülpung des einen Theiles der die Keimblase bildenden Zellen oder ihrer Umwachsung durch den anderen an, spricht man von Ektoderm und Entoderm; ja in noch viel früheren Stadien bezeichnet man die Zellen, welche später zum Entoderm werden; selbst im Ei schon kennt man den animalen und den vegetativen Pol. Man hat sich daran gewöhnt, die verschiedenen Keimblätter so scharf von einander getrennt zu halten, dass überall in Entwicklungsgeschichten besonders betont wird, ob Schlund und Enddarm vom Ektoderm her durch Einstülpung geliefert werden oder nicht und man unterscheidet genau das eigentliche Entoderm vom dem ektodermalen Schlund- und Enddarmepithel und setzt beide verschiedenwerthig.

Wie aber stellt man sich mit diesen Anschauungen zu der Thatsache, dass bei Ctenodrilus das hinterste und selbst das vorletzte Zooid sich ausbilden zu vollständigen Individuen ohne eigentliches ächtes Entoderm zu besitzen, — d. h. ohne von dem etwa bei Bildung der Gastrula entstandenen Entoderm des Mutterthieres etwas herüberzunehmen? Bei diesen Individuen besteht zunächst der Mitteldarm aus dem Enddarm des alten Thieres, der Schlund ist Neubildung, Ektodermeinstülpung, der Enddarm ebenfalls (im vorletzten Zooid), oder er entsteht beim fortgesetzten Wachsthum am freien Afterende (des letzten Zooids); ein solches Thier hat also nur Ektodermbildungen und Mesoderm. Und wenn man hiezu noch berücksichtigt, dass bei der Knospung der Naïden [1]) durch Wucherung von Ektodermelementen Bildungen erzeugt werden, die man nach der Art und Weise ihrer Umbildung zu Geweben und Organen in Vergleichung mit der Embryonalentwicklung für Mesoderm erklären muss, so kommt man offenbar zu dem Schlusse, ein solches Thier ist aufgebaut aus lauter Elementen, die einem richtigen Ektoderm entstammen, nicht einem embryonalen, von dem man annehmen könnte, in Folge verzögerter oder ungleichzeitiger Entwicklung sei noch Ektoderm plus Entoderm ungeschieden vereinigt. Allerdings hat die ganze Knospungszone in ihren Elementen einen embryonalen Character; die aus Vermehrung von Ektodermzellen entstandenen Regionen sind ächte Knospen mit der Fähigkeit, aus

[1]) *Semper*, Verwandtschaftsbeziehungen etc. pag. 210 ff.

sich heraus alle die Organe zu entwickeln, welche das aus der Eizelle entstandene Mutterthier besass, und welche der Art zukommen, und die Keimblättertheorie kann hier ihre Probe bestehen, wenn sich zeigt, dass alle neuzubildenden Gewebe und Organe in der nämlichen Weise zu Stande kommen wie bei der Entwicklung aus dem Ei. Grundbedingung aber ist hiebei, dass die Keimblättertheorie nicht in der bisher fast allgemein beliebten Weise dogmatisch behandelt wird; nicht d a s ganz allein ist Entoderm, was aus den beiden Zellen hervorgeht, die man nach der zweiten Furchungsebene an allerlei Eigenthümlichkeiten als die erste Anlage des Gastrulaentoderms erkennt; denn dann wären die oben bezeichneten Ctenodrilus-Individuen factisch ohne Entoderm und ihr Darm nicht zu homologisiren mit dem ihrer Geschwister. Sondern auch das muss als Entoderm angesehen werden, was später erst — z. B. bei der secundären Einstülpung von Mund und Enddarm — aus dem Ektoderm entsteht und zu Organen sich umbildet, die den primären Entodermbildungen homolog gesetzt werden müssen. Mit andern Worten, es darf nicht auf die Zeit ankommen, in der die Bildungen auftreten, sondern es muss das Schicksal derselben, ihre späteren Lagerungsbeziehungen zu andern Bildungen bei ihrer Deutung wohl berücksichtigt werden: es tritt hier die vergleichende Anatomie in ihr Recht als Correctiv für die Befunde der Embryologie. Bei den Wirbelthieren, für welche die Keimblättertheorie aufgestellt wurde und im vollsten Umfange zu Recht besteht, bilden sich die primären Blätter und aus ihnen entwickeln sich erst die einzelnen Organe, so dass man hier mit Sicherheit (soweit die Untersuchungen gediehen sind) von Geweben und Organen des Ektoderms, Meso- und Entoderms sprechen kann. Allein diese Theorie in derselben Weise auf alle Wirbellosen (natürlich Metazoen) auszudehnen, hiesse nur eine Schablone schaffen, in die man mit Gewalt die Beobachtungen pressen müsste; denn es werden bei Wirbellosen Organe angelegt und bis zu einem gewissen Grade ausgebildet, b e v o r eine scharfe Gliederung in Keimblätter auftrat, oder aber nach einer vorläufigen Differenzirung in Blätter werden aus dem einen nachträglich noch Organe gebildet, die nach allen Homologien und dem Schema der Theorie einem anderen Blatte zugerechnet werden müssen. Bei Ctenodrilus sind, wie wohl Niemand bestreiten wird, obwohl es nicht durch die Embryonalentwicklung bewiesen werden kann, die Keimblätter differenzirt und aus ihnen (wie das bei einem ausgebildeten Thiere nicht anders zu erwarten ist) die verschiedenen Organe entwickelt. Es ist hiernach wahrscheinlich, dass bei dem aus dem Ei entstandenen Thiere der braune Mitteldarm primäres Entoderm, Schlund und Enddarm Ektodermeinstülpung ist; und nun wird (abgesehen von den

Einstülpungen des Enddarms in jeder Knospungszone, aus der auch z. Th. Entoderm wird) dieser Enddarm, nachdem er lange Zeit als solcher fungirt hat, in den beiden letzten Zooiden und für sämmtliche aus diesen durch weitere Knospung entstehende plötzlich durch Umwandlung seiner Elemente zum Mitteldarm der jungen Thiere, den doch Jedermann homolog setzen muss dem Mitteldarm der Geschwisterzooide und des Mutterthieres. Wenn wir für diesen Fall nicht die oben angegebene weitere Auffassung der Keimblättertheorie für die niederen Thiere gelten lassen wollen, dann müssten wir sie überhaupt über Bord werfen. Es scheint mir hier am Platze zu sein, auf die Gedankenmittheilung *Sempers* über diesen Punkt hinzuweisen, welche derselbe in Anknüpfung an die Untersuchung der Knospungsvorgänge bei Naiden, also eines dem unsrigen sehr nahe liegenden Themas in folgenden Worten niedergelegt: „— — Wir haben uns jetzt längst daran gewöhnt, die höher ausgebildeten Organe als Umbildungen einfacher anzusehen; wir bemühen uns, in diesen die Theile nachzuweisen, welche durch ihre besondere und einseitige Ausbildung zur Auseinanderlegung der in jenen einfachen Organen enthaltenen Möglichkeiten geführt haben. Warum wollen wir dieses Princip nicht auch auf die Keimblätter übertragen, diese selbst im Anfange als etwas Flüssiges, Variables ansehen, das erst in den höher entwickelten Thiergruppen die scharfe Fassung erhalten hat, die wir bei diesen zu erkennen glauben? Damit ist natürlich die Keimblättertheorie als solche nicht aufgehoben, sondern nur modificirt, oder vielmehr auf ihren richtigen Werth eingeschränkt: auf den eines heuristischen Princips, nicht aber eines subjectiven Dogmas."

Für einen grossen Theil der niederen Thiere mögen sich gemeinsame Gesichtspunkte finden lassen für eine allgemeine Keimblättertheorie, aber alle fügen sich offenbar nicht hinein, und ob diese Keimblättertheorie oder vielleicht richtiger die Theorien in ihren Einzelheiten hinsichtlich der Homologie der Blätter und der aus ihnen entstehenden Organe unter sich und mit der für die Vertebraten gültigen sich in Einklang setzen lassen, ist vorläufig noch eine Frage; als Arbeitshypothese oder -Theorie, als Wegweiser ganz gut und brauchbar, kann sie sich mit der Anhäufung positiver Beobachtungen als nicht sehr bedeutungsvoll für ein Allgemeinverständniss erweisen. Wenn man bedenkt, aus wie vielerlei Ursprüngen (Eizelle, sei sie nun Ekto-, Meso- oder selbst Entodermderivat, Keimkörper der ungeschlechtlich sich vermehrenden Fliegenlarven, Aphiden etc., Keimkörper des Sporocysten und Redien, äusseren und inneren Knospen bei Bryozoen etc. etc.) immer dasselbe, immer sog. Ektoderm-, Mesoderm-, Entodermbildungen entstehen, wenn man bedenkt, dass auch die Bildungsgewebe

dieser Produkte immer wieder der einzigen Eizelle entstammen, die auch wieder den verschiedensten Blättern zugeschrieben wird, so kann die Hochachtung vor den Keimblättern der wirbellosen Thiere in dem allgemein gebräuchlichen Sinne nicht sehr gross sein. [1]) Es lässt sich schon nach dem Gesagten wohl behaupten, dass die Keimblättertheorie, ich meine die für die Vertebraten aufgestellte und geltende, entweder auf die übrigen Metazoen

[1]) Aus der Erkenntniss von dem Mangel an Homologie zwischen den Embryonalblättern verschiedener niederer Thiere entstammt unter anderem auch das Bestreben, die Bezeichnung Ekto-, Meso- und Entoderm in der Embryologie überhaupt zu vermeiden, was entschieden nicht zu billigen ist, weil da, wo diese Bezeichnungen für differente Blätter gegeben wurden, bei den Vertebraten, dieselben auch als solche zu Recht bestehen, und für alle Folge von Organen des Ekto-, Meso- und Entoderms mit Sicherheit gesprochen werden kann. Ist dies bei anderen Thieren nicht der Fall, so beweist dies nur, dass Homologien mit Sicherheit nicht zu finden sind, und man muss diese Embryonalbildungen wirklich mit anderen Namen belegen.

Das kann aber nicht in der Weise geschehen, wie z. B. *Goette* in seinen neuesten »Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, I. Heft« zu begründen sucht, der die primär in der Gastrula eingestülpten oder umwachsenen Zellen in ihrer Gesammtheit als »Entoderm« bezeichnet, und von diesem wieder das eigentliche Darmepithel als »Enteroderm« von dem Zeitpunkt an trennt, wo es sich als besonderes Gewebe differenzirt hat; den Rest nennt er nun bald Entoderm, was er consequent immer thun müsste, bald mit den Autoren »Mesoderm« . . Nach *Goette* besitzen dann die Embryonen statt Ekto-, Meso- und Entoderm ein Ekto- und Entoderm, resp. ein Ekto-, Ento- und Enteroderm. So gleichgültig es nun auch wäre, wie jeder einzelne Forscher für sich die einzelnen Theile, hier die Primitivorgane des Embryos benennt, so gefährlich ist es für das Allgemeinverständniss in der Literatur, an Begriffen, die in irgend einer Gruppe aufgestellt sind, zu rütteln und sie zu verallgemeinern. Die Begriffe Ekto-, Meso- und Entoderm sind für die Vertebraten aufgestellt, und erst später auf die Evertebraten übertragen, ob mit Recht und in richtiger Weise, das zu untersuchen ist Aufgabe der Forschung. Wir sehen, dass aus dem Ektoderm der Wirbelthiere die Oberhaut, Centralnervensystem und Sinnesorgane, aus dem Entoderm das Epithel des Darmes und seiner Annexa hervorgehen. Nehmen wir uns nun das Recht, dieselben Namen auf niedriger stehende Thiere zu übertragen, so müssen wir zunächst auch die Erzeugnisse derjenigen Theile ins Auge fassen, die wir benennen, und es ist dann richtiger, in der herkömmlichen Weise nur das als Entoderm zu bezeichnen, aus dem, wie bei Wirbelthieren, das Darmepithel hervorgeht, nicht aber das, was ausser ihm auch noch Muskulatur, Bindegewebe, Gefässe etc. erzeugt. Haben wir eine solche primäre Bildung, aus der all dieses zusammen entsteht, so dürfen wir sie nicht Entoderm nennen, denn es ist, wenn Homologien vorhanden sind, was zu bestreiten mir nicht einfällt, Entoderm plus Mesoderm, und das zusammen müsste einen anderen, neuen Namen haben, nicht aber, wie *Goette* will, Entoderm heissen, dessen Darmepitheltheil »Enteroderm« genannt wird; letzteres allein ist das Entoderm, das wir bei Wirbelthieren kennen, nicht das erste.

in unrichtiger Weise angewandt wurde, eine Sünde, unter deren Folgen wir zu leiden haben, oder aber überhaupt vor der Hand nicht anzuwenden ist; ferner auch, dass die allgemein übliche Methode, schon im Ei und seiner Lagerung die künftigen Keimblätter zu erkennen, und nach den zwei oder drei ersten Furchungsebenen schon mit Sicherheit die Bezeichnungen: »Ektoderm, Mesoderm und Entoderm« auf die primären Theilungsprodukte anzuwenden, und mit Consequenz und List durchzuführen, nicht der richtige Weg ist, unser Verständniss für den Werth und die Beziehungen dieser Embryonalorgane in der ganzen Thierreihe zu fördern. Besser wäre eine ruhige, nicht voreingenommene, genaue Schilderung der Vorgänge an möglichst vielen Objekten; denn es ist hier und da auch einmal wieder eine Zeit des Sammelns nöthig, in der Material geschafft wird zur Vergleichung; dieses aber muss tendenzlos gesammelt werden, um den Ordner nicht zu verwirren. Und fast scheint eine solche Thätigkeit besser, als die jetzige, die schon erklärt, ehe sie weiss, was aus ihrem Objekte wird. Unter allen Umständen aber dürfte es zweckmässig sein, bei embryologischen Untersuchungen der Herkunft der Organe eine grosse Aufmerksamkeit zu schenken, und sie mit den feinsten Hilfsmitteln der microscopischen Technik zu eruiren zu versuchen, da die Erfahrung lehrt, dass optische Durchschnitte, wie sie oft genug zur Grundlage der Discussion über Keimblätter etc. gemacht werden, gar zu häufig Täuschungen herbeiführen; erst dann können die diesbezüglichen Untersuchungen über den Werth der Keimblättertheorie mit der Zeit eine Entscheidung bringen.

Eine weitere aus der in den vorhergehenden Blättern niedergelegten Untersuchung sich ergebende Frage ist die nach der Abgrenzung von Kopf und Rumpf bei Ctenodrilus zunächst, im Weiteren bei den Naïden und übrigen Anneliden.

Semper kommt in seiner Abhandlung über Strobilation und Segmentation[1]) zu der Ansicht, dass bei Naïden in der Regel (vielleicht mit Ausnahme von Chaetogaster) mehrere, bis zu sechs Segmente als Kopfsegmente aufzufassen und den Rumpfsegmenten principiell entgegenzustellen seien, da sie durch secundäre von vorn nach hinten fortschreitende Segmentirung eines vom Rumpfkeimstreifen gesonderten Kopfkeimstreifens in der Weise gebildet werden, dass das jüngste hinterste Kopfsegment an das vorderste, älteste Rumpfsegment angrenze. Diese Anschauung fliesst aus der genauen Untersuchung der Knospungserscheinungen bei Naïden, unter der Voraussetzung, dass die durch Knospung erzeugten Individuen

[1]) *Semper* l. c. pag. 257 u. a.

nicht typisch von den aus dem Ei entstandenen verschieden seien. Bei der Untersuchung der ungeschlechtlichen Vermehrungsweise des Ctenodrilus muss man zu dem nämlichen Resultate kommen, dass die aus der hinteren Parthie jeder Knospungszone hervorgehenden Körpertheile, also die 2 resp. 3 vordersten Segmente, welche Mund-, Schlundkopf und Segmentalorgane enthalten, als Kopfsegmente aufzufassen seien.

Aufs Entschiedenste wird die Richtigkeit dieser Anschauung von *Hatschek* geleugnet,[1]) der auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen zu dem Resultat kommt, dass nur das vorderste Segment als Kopfsegment zu bezeichnen sei, alle andern dagegen als unter sich, nicht aber mit jenem gleichwerthige Rumpfsegmente aufgefasst werden müssten mit Ausnahme des Endsegments, das abermals einem Metamer nicht gleichwerthig sei, sondern »seiner Bedeutung nach auf eine niedrigere Entwicklungsstufe des Metamers zurückzuführen ist.« Abgesehen von dieser Sonderstellung des Endsegments, welche dasselbe bei denjenigen Anneliden ohne fortgesetztes Längenwachsthum am Hinterende doch im ausgebildeten Zustand nicht mehr verdient (denn das besondere Organ des Endsegments, der Enddarm, wird selbst von *Hatschek* nicht als durchgreifendes Charakteristicum angesehen (pag. 70) und die »besonderen Anhänge und Papillen« sind doch für eine morphologische Ausnahmestellung nicht von besonderem Belang), abgesehen davon stimmt zunächst die Eintheilung in Kopf und Rumpf des Annelidenkörpers. Hinsichtlich der Rumpfsegmente besteht nun wohl keine Differenz, sie sind, ursprünglich wenigstens, homonom von vorn bis hinten, das vorderste ist das älteste, das hinterste das jüngste. Diese Definition aber, die *Hatschek* selbst gibt (l. c. pag. 70 u. f.) nimmt ihm offenbar das Recht, gegen die Auffassung der vordersten Segmente des Ctenodrilus und der Naïden als Kopfsegmente zu streiten; denn in dem einfachen Falle der Knospung von Ctenodrilus entstehen doch mehrere Segmente vor dem einzigen Rumpfsegment, das vom Mutterthier in das junge Zooid aufgenommen wird; an dieses alte Rumpfsegment reihen sich nach hinten eine Anzahl neuer Rumpfsegmente und zwar in richtiger Reihenfolge das zweit-, dritt-, viertälteste etc. Allein die vor demselben aus der »Kopfzone« sich herausbildenden Segmente sind doch ebenfalls jünger, als jenes alte Rumpfsegment, und zwar reiht sich das jüngste von diesen an das alte Rumpfsegment unmittelbar an. Sollte nun, mit *Hatschek*, nur das vorderste Segment, in welchem dorsales Ganglion, Mundöffnung und

[1]) *Hatschek*, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden pag. 69 und 71, Anm.

Schlundkopf liegt, als Kopf gelten dürfen, so hätten wir ein Annelid, auf das weder unsere, noch *Hatschek*'s Anschauung passte, da vor dem ältesten Rumpfsegment mehrere jüngere lägen.

Es ist jedoch kein Grund einzusehen, warum die Entwicklungsfähigkeit dieser Thiere so eingeengt sein soll, wie es nach der Theorie, welche *Hatschek* aufstellt, sein müsste. In keiner Weise soll bestritten werden, dass bei Polygordius und vielen anderen Anneliden, deren Embryonalentwicklung *Hatschek* untersuchte oder deren Entwicklungsgeschichte durch Andere bis zu der Klarheit aufgeschlossen ist, dass sie weitergehende Schlüsse rechtfertigt und noch bei manchem anderen nicht untersuchten Annelid nur ein einziges Kopfsegment vorhanden ist, an welches sich das älteste Rumpfmetamer anschliesst; allein mir scheint, dass man doch berücksichtigen muss, dass ebensogut, wie der hintere oder Rumpftheil der ungegliederten Stammform der Anneliden sich in den Rumpf des Annelidenkörpers secundär gliedert, in derselben Weise, unabhängig davon in der phylogenetischen Weiterentwicklung auch der Kopftheil eine secundäre Gliederung erfahren konnte, die in einer oder vielen Entwicklungsrichtungen nicht zum Ausdruck kam, in einer oder einigen dagegen sich geltend macht, und sich bis zum heutigen Tage erhalten hat. Im ersteren Fall sind Thiere zum Vorschein gekommen, die trotz einer Metamerenbildung in der Rumpfzone nur ein einziges Kopfsegment besitzen, den Kopftheil der Larve resp. des ungegliederten Stammthieres; in der andern Entwicklungsrichtung dagegen hat sich neben dem Rumpftheil auch die Kopfzone secundär von vorn nach hinten segmentirt. Ohne diese letztere Annahme scheint es unendlich schwierig, die faktisch vorliegenden Verhältnisse bei Ctenodrilus, Naïden, vielen andern Anneliden, ferner der Arthropoden und Vertebraten zu erklären, und in befriedigender Weise, ich will nicht sagen auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen, aber doch ihren organischen Zusammenhang wahrscheinlich zu machen.

Freilich lässt sich zur Erklärung der Erscheinung, dass mehr als ein Segment in die Bildung des Kopfes eingeht, ein Ausweg finden, den *Hatschek* auch betreten hat; es lässt sich behaupten, dass secundär Rumpfsegmente in innige Beziehung zum Kopfsegment getreten, oder dass umgekehrt Organe des Kopfes in ächte Rumpfsegmente durch ungleichmässiges Wachsthum hineingezogen worden seien. Der erste Weg zur Erklärung wird von *Hatschek* für die Wirbelthiere eingeschlagen (l. c. pag. 79), »bei denen eine Anzahl von Metameren so innig mit dem Kopfsegment verschmolzen sind, dass selbst in der Entwicklungsgeschichte die Abgrenzung ihrer Urwirbel verwischt wurde.« Die »Behauptungen« verschiedener Forscher,

»dass auch vor dem ältesten Metamer neue Metameren entstehen, sind entweder noch nicht sicher bewiesen«, oder »lassen sich vielleicht auch anderweitig erklären.« Wie? wird nicht angegeben, und die in ganz gesetzmässiger Weise deutlich, u. A. in dem Auftreten der Kiemenbögen ausgesprochene Gliederung des Kopfabschnittes des Embryos völlig ignorirt. Und darauf basirt auch die zweifelnde Frage *Hatschek*'s, »ob etwa der Kopfabschnitt von einem einfachen ungegliederten Kopfsegment abgeleitet werden könne, was sowohl mit der *Göthe-Oken*'schen als auch der *Gegenbaur*'schen Schädeltheorie im Widerspruch stünde.« Wenn beide, oder die letztere von diesen Theorien als Stütze der auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Resultate die embryologischen Befunde herbeiziehen will, so kann sie dieselbe doch viel eher in einer nachgewiesenen Gliederung des Kopfabschnittes finden, die unabhängig von der des Rumpfes vor sich geht, als in einer Umwandlung von Rumpfsegmenten in spätere Kopfsegmente, welch letztere zwar a priori nicht abzuweisen wäre. Da aber eine Gliederung des Kopfabschnittes bei den Wirbelthieren in der angegebenen Weise zum Theil nachgewiesen, z. Th. sehr wahrscheinlich gemacht ist, so lässt dies auf eine in der phylogenetischen Reihe viel früher auftretende Segmentirung des ursprünglich einfachen Kopftheiles schliessen, wie sie nun bei Naïden und Ctenodrilus nachgewiesen ist.

Dass die zweite Erklärung, die des Hineinrückens von Kopforganen in Rumpfmetamere (cf. *Hatschek* l. c. pag. 58) für manche, selbst viele Fälle zu Recht bestehen mag, soll hier in keiner Weise bestritten werden, so wenig wie die Möglichkeit der ersten Erklärung im Princip von der Hand zu weisen ist. Aber es darf doch verlangt werden, dass der Vorgang nachgewiesen wird, und da wo dies geschieht, kann man mit der Thatsache rechnen. Andererseits aber können auch die gegentheiligen Beobachtungen verlangen, bei Aufstellung einer Theorie gewürdigt zu werden, und diese beweisen eben für gewisse Fälle doch positiv das Entstehen mehrerer Segmente vor dem ältesten Segment, also die Gliederung des Kopfabschnittes einzelner Anneliden. Man darf dabei nur nicht von dem gewiss nicht zu rechtfertigenden Gesichtspunkt ausgehen, dass alle Anneliden von einer einzigen ungegliederten Stammform ausgehend sich in einer einzigen fortlaufenden Reihe entwickelt haben, und darf ferner nicht von vorn herein sowohl die niedersten als auch die höchsten Formen dieser Reihe bestimmen wollen; denn findet man in diesem Falle da wie dort auf dem Wege der embryologischen Forschung nur ein einziges Kopfsegment, so ist man mit seinem Urtheil natürlich bald fertig. Haben sich aber, wie das höchst wahrscheinlich ist, — die einzige Stammform

angenommen — von dieser nach verschiedenen Richtungen hin die Entwicklungsweisen gespalten, so lässt sich leicht einsehen, wie bei gewissen Entwicklungsformen auch der Kopftheil, der bei andern ungegliedert blieb, sich nachträglich segmentirt hat, und dabei brauchen diese Formen nicht die höchst entwickelten Anneliden zu sein, und dennoch könnte sich von ihnen, oder ihrer Stammform der Zweig abgespalten haben, der diese Gliederung des Kopfes den Arthropoden und Vertebraten vererbte, bei denen sie wieder in bestimmter Weise modificirt wurde. Dabei können wieder die verschiedenen Fälle gegeben sein, dass innerhalb der Anneliden selbst die Zahl der Kopfsegmente eine beträchtliche Höhe erreicht und bei den Vertebraten z. B. reducirt wurde, oder es können auch aus weniger zahlreichen Kopfsegmenten der Anneliden in der Folge sich eine höhere Zahl solcher herausgebildet haben, wie dies Semper (l. c. pag. 285) in ersterem Sinne andeutet.

Mir scheint es höchst wahrscheinlich zu sein, dass nach den vorliegenden Untersuchungen, unter denen die *Hatschek*'s in erster Linie zu nennen sind, die Zahl der Kopfglieder innerhalb der Gruppe der Anneliden, von dem primären, ungegliederten Stadium aus, in gewissen Entwicklungsrichtungen sich vermehrt hat, und dass in der Linie, in welcher eine solche Vermehrung der Kopfsegmente sich geltend machte, die Anfänge der Vertebraten zu suchen seien, in deren Reihe sich dagegen die Zahl der Kopfsegmente mit der höheren einheitlichen Entwicklung der einzelnen Körperregionen sich wieder vermindert, während unter den jetzt noch existirenden Anneliden mit einer grösseren Zahl von Kopfsegmenten diese ausserordentlich schwankend ist. Natürlich bleibt vor der Hand vollkommen unentschieden, welche Entwicklungsreihe von Anneliden in den nächsten Beziehungen zu den Vertebraten steht, ebenso wie der Uebergang zu den Arthropoden noch so gut wie völlig unvermittelt ist; sicherlich werden sich noch mehr als eine Gruppe von Anneliden finden, die in ähnlicher Weise gegliedert sind, wie die ächten Naïden und Ctenodrilus. Ueberall da, wo keine embryologischen Untersuchungen vorliegen, sind wir bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse auf morphologische Charaktere angewiesen, die uns in der Gliederung des Nervensystems, der Ausbildung der Borsten, dem Vorhandensein und der Zahl der Segmentalorgane unter Umständen schätzenswerthe Beiträge liefern können, die genau gesichtet, durch wiederholte entwicklungsgeschichtliche Studien geprüft, unsere Erkenntniss wesentlich fördern können. Hüten müssen wir uns aber, von vorn herein alles über einen Leisten schlagen zu wollen.

Da ich über die Segmentalorgane von Ctenodrilus bereits oben pag. 388 ff. gesprochen habe, so erübrigt jetzt nur noch, über eine systematische Stellung, resp. seine Verwandtschaftsbeziehungen einiges zu sagen, und ich muss gestehen, dass dies das dunkelste Capitel in den Verhältnissen des Thierchens ist. Schon weiter oben wurde erwähnt, dass Ctenodrilus nach allem, was wir nun von ihm kennen gelernt haben, eine Form sei, die Charaktere verschiedener Typen, sowohl von Oligochaeten, als auch von Polychaeten in sich vereinigt. Die abweichendsten Verhältnisse walten hinsichtlich der Segmentalorgane, in Betreff deren er unter allen bekannten Anneliden die niedrigste Stelle einnehmen müsste (vorausgesetzt, dass die oben gegebene Deutung die richtige ist). Zwar werden noch einige Anneliden angegeben, die nur ein einziges Paar von Segmentalorganen besitzen sollen, nämlich Polyophthalmus, Audouinia und Cirrhatulus, die zwei ziemlich entfernt stehenden Familien angehören. Für Polyophthalmus bin ich nicht im Stande, diese Angabe zu bestätigen, da ich bei mehreren Exemplaren aus Neapel und den Balearen auf mit grösster Sorgfalt angefertigten Quer- und Längsschnitten überhaupt keine Segmentalorgane finden konnte (womit ich ihre Existenz übrigens nicht bestreiten will); bei Audouinia filigera scheint nach eigener Untersuchung die Angabe zu stimmen. Nun kommt es aber nicht sowohl auf die Zahl, als vielmehr auf die Lage der Organe an, und in dieser Hinsicht kann constatirt werden, dass Ctenodrilus sich von allen anderen entfernt; denn bei keinem andern Anneliden liegen dieselben, wie bei ihm, im Kopfe, mag man denselben nun definiren, wie man will; ob er aus einem oder aus drei Segmenten bestehe, sie liegen *vor* dem ersten Dissepiment, das halbe selbst als ganzes gezählt. Ich glaube nicht, dass irgend Jemand das einzige Auskunftsmittel wird anwenden wollen, das noch zu Gebote stünde, indem er annehmen wollte, es seien mehrere Segmente in diesem ersten verschmolzen; denn mit der Verschmelzungstheorie kann man schliesslich *alles* behaupten. Oder sollte der Kopflappen allein den Kopf repräsentiren, so läge Mund und Schlundkopf nicht im Kopf, sondern im Rumpf, da er auch hinter dem Kopflappen entsteht. Für die Segmentalorgane des Ctenodrilus lässt sich nach alledem meiner Ansicht nach keine andere plausible Erklärung geben, als die oben dargelegte, dass es die Larven- oder Ahnen-Kopfniere sei, und dann steht das Thierchen in dieser Beziehung allen andern bis jetzt bekannten Anneliden (vielleicht mit Ausnahme von Parthenope serrata) gegenüber als *alte* Form. Für das Alter sprechen ferner so manche anatomische Eigenthümlichkeiten, die hier nicht noch einmal erwähnt zu werden brauchen, da sie in den ersten Abschnitten dieser Arbeit genügend gewürdigt wurden.

Hinsichtlich des Gefässsystems und des demselben eingeschalteten Organes unbestimmter Funktion, des ganz in der Epidermis liegenden Nervensystems, des Vorhandenseins zweier Kopfgrübchen (deren allgemeine Bedeutung bei Polychaeten erst vor Kurzem von *Spengel* des Näheren gewürdigt wurde), stellt sich Ctenodrilus neben Polygordius, Protodrilus u. A. an den Anfang der Gruppe der Polychaeten. Zugleich aber zeigt er ebenfalls im Nervensystem, vor allem aber in seinen Knospungsverhältnissen Beziehungen zu den Naiden, die wahrscheinlich durch genauere Kenntniss des Baues und der Knospungserscheinungen von Parthenope serrata noch deutlicher werden dürften. Da aber die Beziehungen des Thierchens zu den genannten beiden systematischen Gruppen derart sind, dass Ctenodrilus füglich an den Anfang jeder derselben gestellt werden könnte, so ist er nicht im Stande, eine vermittelnde Stellung zwischen beiden einzunehmen; denn er ist kein Uebergangstypus, sondern ein Sammeltypus, von dem aus die Entwicklung nach verschiedenen Richtungen auseinander gehen konnte. Wenn wir in der Folge vielleicht noch mehrere nahe stehende Formen genau genug kennen gelernt haben werden, so können wir wohl in den Stand gesetzt sein, die Stellung des Ctenodrilus im Stammbaum der Anneliden zu fixiren (vorausgesetzt, dass wir in der Erkenntniss der übrigen Anneliden weit genug sein werden), allein seine Stellung im System, wo eines hinter das Andere gestellt sein muss, wird ihm immerhin schwer anzuweisen sein. Mag man ihn aber unterbringen wo man will, so wird man nicht umhin können, eine besondere Familie aufzustellen, die zunächst die Genera Ctenodrilus und Parthenope umfasst und die nach dem nun am genauesten gekannten der beiden Vertreter die Familie der Ctenodrilidae genannt sein könnte. Die Diagnose kann zunächst nur von Ctenodrilus genommen werden, und müsste nach genauerer Kenntniss von Parthenope serrata eventuell erweitert werden, wenn letztere wirklich hierher gezogen werden darf, was nach den vorliegenden Beobachtungen höchst wahrscheinlich ist.

Fam. Ctenodrilidae. Kleine marine Anneliden, aus wenigen Segmenten bestehend, Borstenbündelchen jederseits zweiseitig, Borsten an der Spitze kammförmig gezähnt. Blutgefässsystem nicht geschlossen, das Rückengefäss liegt nur in den ersten Körpersegmenten und öffnet sich im ersten Rumpfsegment in die Leibeshöhle. Ein einziges Paar Segmentalorgane im Kopf. Ausgiebige Vermehrung durch Theilung in Verbindung mit Kospungserscheinungen. Geschlechtliche Vermehrung unbekannt.

Genus Ctenodrilus Clap. 12—15 Segmente, Kopf aus 2 resp. 3 Segmenten bestehend, Schlundkopf mit starker nach aussen umschlagbarer Unterlippe, im dorsalen Blutgefässe ein strangförmiges Organ zweifelhafter Bedeutung. Knospungszonen in der Rumpfregion zwischen je zwei Segmenten. Das ganze Nervensystem in der Epidermis.

Ctenodrilus pardalis Clap. Darm dunkelbraun, in der Haut zahlreiche grüne Tropfen. Zwischen Algen und Diatomeën (an Steinen?) St. Vaast, Neapel.

Genus Parthenope *O. Schmidt.* Diagnose des Autors. (?) Knospungszonen immer mehrere Segmente der Rumpfregion zwischen sich fassend. Parthenope serrata. *O. Schmidt.*

Tafelerklärung.

Fig. 1. Ctenodrilus pardalis Clap. mittelgrosses Exemplar mit schwachen Andeutungen von Knospung. Vergr. ca. 30fach.

Fig. 2. Ein Exemplar in Umrisszeichnung, zur Darstellung der Segmente und Knospungszonen.

Fig. 3. Dasselbe, etwas älter; die Knospungszonen haben sich vermehrt, und sind ihrem Alter entsprechend von den nächst vorhergehenden Dissepimenten abgerückt.

Fig. 4. Medianer, verticaler Längsschnitt durch den vorderen Theil des Kopfes; (die Mundhöhle ist körperlich gezeichnet, da die untere Fläche des Schnittes ausserhalb der Schlundwandung fällt.) g dorsales Ganglion; r Rückengefäss, sch Schlund, o F und u F obere und untere Falte der lateralen Schlundwand, U Unterlippe, m äusserer Muskelbelag derselben, durch dessen Contraction die Ausstülpung erfolgt; R Rückziehmuskel der Unterlippe. Die Pfeile I u. II bezeichnen die Gegend, durch welche bei einem anderen Exemplar die Querschnitte Fig. 5 und 6 gelegt sind.

Fig. 5. Querschnitt in der Gegend des Pfeiles I in Fig. 4. s Verbindungsgefässe zwischen dem Rücken- und Bauchgefäss; n Nervencommissur, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 4. Die beiden parallelen Linien bezeichnen die Dicke und Richtung des Schnittes Fig. 4.

Fig. 6. Schnitt in der Gegend und Richtung des Pfeiles II in Fig. 4. Bezeichnungen wie vorher.

Fig. 7. Querschnitt durch die Mitte des zweiten Kopfsegments. d g dorsales Gefäss mit dem räthselhaften Organ; s. g. Verbindungsgefässe zum Bauchgefäss (v. g.).

Fig. 8. Horizontaler Längsschnitt durch den Kopf (der etwas gekrümmt war wie etwa in Fig. 3). s o Segmentalorgane (in der Richtung der Pfeile Wimperung, sch Schlund, r g Rückengefäss.

Fig. 9. Medianer verticaler Längsschnitt durch ein eben abgelöstes durch Knospung entstandenes junges Thier. Schlund und Enddarm haben sich mit dem Mitteldarm noch nicht in Verbindung gesetzt.

Fig. 10. Querschnitt durch das Rückengefäss mit eingeschlossenem Organ unbekannter Bedeutung; in Folge der Contraction liegt die Gefässwand dicht an.

Fig. 11. Linke Seite eines horizontalen Längsschnittes durch eine Knospungszone; sch Schlundeinstülpung, M. Mesodermwucherung. Vergr. ca. 400 fach.

Fig. 12. Dasselbe etwas weiter entwickelt, schwächere Vergr.

Fig. 13. Querschnitt durch die Ventralregion des Körpers. bl. Ventralgefäss, n Faser- resp. Punktsubstanz des Bauchmarks, g Ganglienzellen, die in die Epidermiszellen unmerklich übergehen.

Fig. 14. Optischer Längsschnitt durch den vorderen Theil eines Ctenodrilus mit weit vorgeschrittener Knospung, um die Einengung des Darmes zu zeigen.

Fig. 15. Zwei Borsten von Ctenodrilus pardalis.

Fig. 16. Querschnitt durch das dorsale Blutgefäss mit „substance chloragogène" von Terebella sp.

Fig. 17. Ein Stückchen davon stärker vergrössert, a. Wandung des Gefässes, b. geronnenes Blutserum, c Zellen der „substance chloragogène".

Fig. 18. Nicht ganz medianer verticaler Längsschnitt durch eine fast ausgebildete Kopfzone. r Anlage des Rückengefässes resp. des darin liegenden Organs. s o Anlage des Segmentalorgans.

Fig. 19. Medianer verticaler Längsschnitt durch eine Knospungszone. g dorsales Ganglion resp. dessen Commissur, k. h. Höhle des Kopflappens. E Enddarm.

Fig. 20. Verticaler Tangentialschnitt in der Gegend des Segmentalorgans; s o Segmentalorgan, Querschnitt des nach aussen mündenden Astes; b Borsten, d problematisches erstes (halbes) Dissepiment, R m Rückziehmuskel des Schlundkopfes.

Fig. 21. Gegen die Medianebene zu darauf folgender Schnitt, Bezeichnungen wie oben; d' erstes ganzes Dissepiment.

NB. Sämmtliche Figuren sind mit der Camera entworfen.

Fig. 2.

Fig. 4.

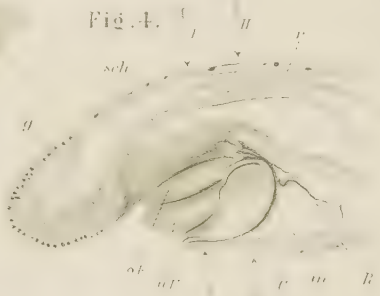

Fig. 9.

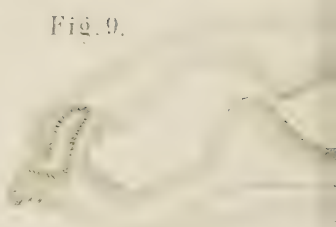

Fig. 10.

Fig. 12.

Fig. 5.

Fig. 3.

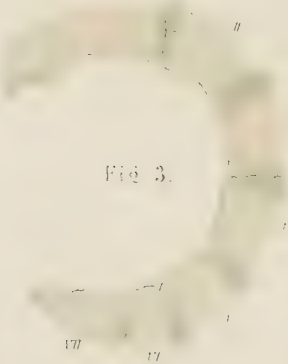

Fig. 6.

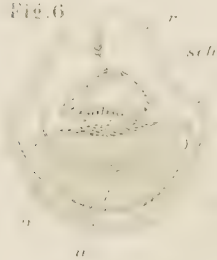

Fig. 11.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 13.

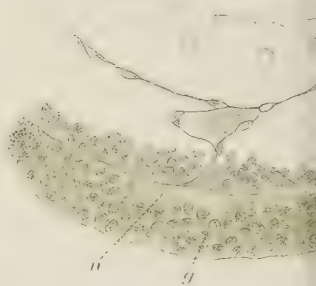

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 18.

Fig. 1.

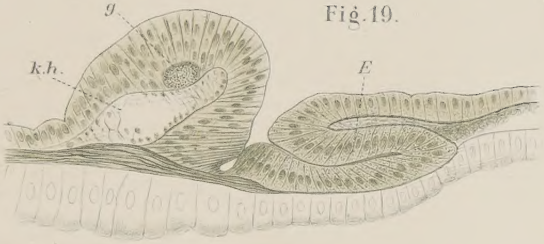

Fig. 19.

Fig. 16.

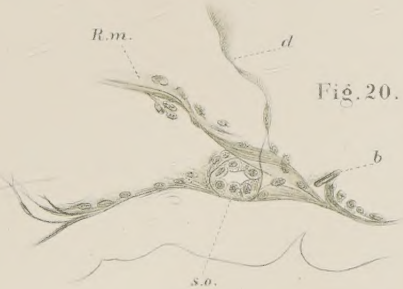

Fig. 20.

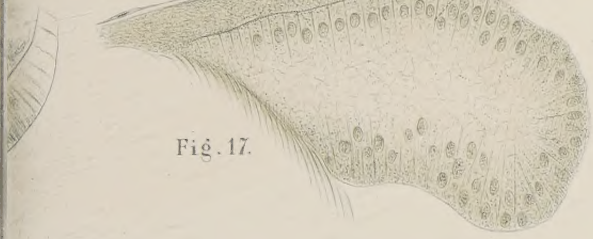

Fig. 17.

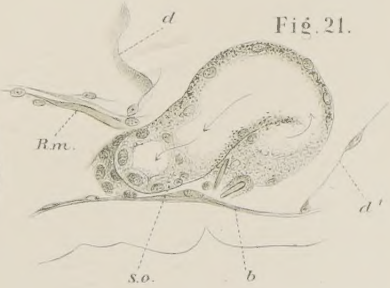

Fig. 21.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.